



Universitat
de Lleida

UAB
Universitat Autònoma
de Barcelona



UNIVERSITAT DE
BARCELONA

upna
Universidad Pública de Navarra
Nafarroako Unibertsitate Publikoa

Máster Interuniversitario en Gestión de Suelos y Aguas

Universitat de Lleida – Universitat Autònoma de Barcelona – Universitat de
Barcelona – Universidad Pública de Navarra

Trabajo final de Máster

Tipo: Investigación

EFFECTOS DE LOS CORROS DE BRUJAS SOBRE LA MICROMORFOLOGÍA DE LA CAPA SUPERFICIAL DEL SUELO EN LOS PASTIZALES PIRENAICOS

LOURDES MARIA SALAZAR PORRAS

ROSA MARIA POCH CLARET

2020

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo se ha realizado gracias a la beca de colaboración del Departamento de Hortofruticultura, Botánica y Jardinería de la Universidad de Lleida, mediante el Centro Tecnológico Forestal de Cataluña (CTFC) y el proyecto IMAGINE del Plan Nacional del Ministerio de Ciencia e Innovación (España).

Quiero agradecer a mi tutora, la Dra. Rosa M. Poch Claret, por su apoyo tanto personal como profesionalmente durante todo el periodo del Máster en Gestión de Suelos y Aguas (UdL), por alentar mi investigación y apoyarme para aprender esta técnica tan interesante que es la micromorfología de suelos y también por su amabilidad, accesibilidad, guía y confianza durante la elaboración de este trabajo.

También a los miembros del tribunal Dr. José Ramón Olarieta, Dr. Rafael Rodríguez y Dr. Xavier Domene, por sus aportes y consejos para este trabajo, así como durante el periodo y clases del máster.

Mi mayor agradecimiento a Esteban Sánchez Villalta por impulsarme siempre a alcanzar las mejores metas, por su confianza y apoyo incondicional en todo momento y lugar. Un agradecimiento especial a todos los miembros de mi familia, especialmente a mi mamá, mi papá y mis hermanos, que han sido siempre mi pilar y apoyo fundamental.

También estoy agradecida con José Manuel Plata por ayudarme tanto en el laboratorio, al igual que Montse Antúnez. Agradezco también a la Dra. M^a Teresa Sebastià, Mercedes Ibáñez, Christian Mestre, Antonio Rodríguez y José Manjón-Cabeza por su apoyo y consejos en este trabajo.

Y a mis compañeros de máster por sus ánimos, el apoyo que me han brindado y porque ha sido una experiencia increíble poder compartir este tiempo con todos.

Espiritualmente agradezco a Dios, la Virgen y mis Santos.

Estoy muy agradecida con todos ustedes.

RESUMEN

Los pastizales de La Bertolina (municipio Navés, provincia de Lérída) albergan muchos tipos de hongos que estimulan la vegetación, generando un margen de mayor crecimiento en forma de corro. Estas estructuras son conocidas como corros de brujas (“fairy rings” en inglés). Se han llevado a cabo estudios para determinar el crecimiento y la genómica de las especies que los generan, pero, se desconoce el efecto micromorfológico que las secuencias de aparición de los corros pueden tener en el suelo.

Se tomaron muestras de tres corros de brujas, en cuatro puntos diferentes en cada corro, situados a lo largo de un radio del corro (los puntos fueron: el “Centro”, la zona de mayor crecimiento vegetativo en “2013”, la zona prevista de mayor crecimiento vegetativo en “2019” y “Fuera” del corro). El perfil del suelo fue descrito y analizado física y químicamente. Se hicieron 24 láminas delgadas a partir de los horizontes superficiales, se escanearon y fueron analizadas micromorfológicamente utilizando un microscopio petrográfico.

El suelo es de pH básico, no salino, con abundante presencia de carbonato cálcico, mayor contenido de materia orgánica y fósforo en el horizonte superficial y una textura Franca. En toda las láminas delgadas se presenta una estructura migajosa y/o laminar de levemente a moderadamente desarrollada, que cambia en profundidad a una estructura de bloques subangulares moderadamente desarrollada.

Los resultados indican que ni la composición, ni la microestructura de los horizontes superficiales, varían según el momento en que apareció el corro en los puntos muestreados. La aparición de los corros no parece estar en función de la presencia o ausencia de estructuras de fructificación o dispersión de los hongos, sino que parece estar más relacionado con otros mecanismos, probablemente químicos que desencadenan una mayor disponibilidad de nutrientes conforme crece el micelio.

Las diferencias a nivel microestructural se asocian al efecto de compactación debida al uso actual de pastoreo de ganado y / o al uso agrícola en el pasado de la zona de estudio. La abundancia relativa de varios rasgos de actividad biológica, en particular órganos de fructificación de los hongos (esporas equinuladas y esporas anaranjadas) y

los excrementos de mesofauna, muestran diferencias que pueden ser atribuibles a la aparición de los corros de brujas, porque su presencia es ligeramente mayor en la zona de mayor crecimiento vegetativo en “2013” y la zona prevista de mayor crecimiento vegetativo en “2019”, con respecto a la zona central y externa de los corros.

Palabras clave: micromorfología de suelos, corros de brujas, componentes biológicos del suelo, microestructura, estructuras fúngicas, edaforrasgos.

ABSTRACT

La Bertolina grasslands (Navés municipality, Lérida province) hosts many types of fungi that stimulate vegetation, generating a margin of increased growth in the form of a ring. These structures are known as fairy rings. Studies have been carried out to determine the growth and the genomics of the species that generate them, however, the micromorphological effect that the sequences of corrosion appearance can have in the soil is unknown.

Three Fairy Rings were sampled at four different points in each ring (the points were: the “Center”, the zone of highest vegetative growth in “2013”, the predicted zone of higher vegetative growth in “2019” and “Outside” of the ring), designated in a radial transect across each ring. The soil profile was described and physically and chemically analyzed. 24 thin sections were made from the surface horizons, scanned and analyzed micromorphologically using a petrographic microscope.

The soil is of basic pH, not saline, with abundant presence of calcium carbonate, higher content of organic matter and phosphorus on the surface horizon and a loam texture. In all the thin sections there is a moderately developed crumb and / or laminar structure, which changes in depth to a moderately developed subangular blocky structure.

The results indicate that neither the composition nor the microstructure of the surface horizons vary depending on when the ring appeared at the sampled points. The apparition of the fairy rings does not seem to be a function of the presence or absence of fruiting or dispersal structures of the fungi, but seems to be more related to other mechanisms, probably chemicals that trigger a greater availability of nutrients as the mycelium grows.

The differences at the microstructural level are associated with the compaction effect due to the current use of cattle grazing and / or the past use of the study area. The relative abundance of various biological activity traits, particularly fruiting organs of fungi (equinulated spores and orange spores) and mesofauna droppings, show differences that can be attributed to the appearance of fairy rings, because their presence is slightly higher in the zone of highest vegetative growth in “2013”, the predicted zone of higher vegetative growth in “2019”, with respect to the central and outer zones of the rings.

Keywords: soil micromorphology, fairy rings, biological components of soil, microstructure, fungal structures, pedofeatures.

Índice

Resumen	ii
Abstract.....	iv
1. Introducción y objetivos.....	1
1.1. Antecedentes.....	1
1.2. Objetivos.....	8
2. Materiales y Métodos	9
2.1. Zona de estudio y diseño experimental	9
2.2. Análisis físico-químicos	11
2.3. Análisis micromorfológicos del suelo	12
3. Resultados y Discusión	20
3.1. Macromorfología, análisis y clasificación de los suelos	20
3.2. Análisis micromorfológico	23
3.2.1. Microestructura	24
3.2.2. Estructuras fúngicas.....	26
3.2.3. Edaforrasgos.....	42
3.2.4. Otros rasgos encontrados	48
3.3. Abundancia relativa de estructuras y relación con los corros de brujas. ...	51
4. Conclusiones.....	63
5. Recomendaciones	64
6. Bibliografía	65
7. Anexos	70

Lista de figuras

- Figura 1.** A) El punto rojo localiza La Bertolina, al noreste de la Península Ibérica, dentro de Cataluña. B) El punto rojo localiza La Bertolina, dentro del municipio de Navés. Fuente: Instituto Cartográfico y Geológico de Cataluña (ICGC), Vissir3. 1
- Figura 2.** A) El punto rojo localiza La Bertolina, al noreste de la Península Ibérica. B) El punto rojo localiza La Bertolina, dentro de Cataluña. C) El punto rojo localiza La Bertolina, dentro de la comarca del Solsonés. D) El punto rojo ubica La Bertolina, los puntos amarillos ubican los corros analizados, y el punto azul ubica el perfil modal. Fuente: ICGC, Vissir3..... 9
- Figura 3.** Estado de la vegetación al momento del muestreo y ubicación del perfil modal (02 abril 2019). 10
- Figura 4.** Ubicación de los corros de brujas analizados (círculos amarillos) y el perfil modal (punto azul). A) Mosaico de imágenes aéreas de la zona de estudio. Fuente: Lobo et al. (En preparación). B) Mapa topográfico. Fuente: ICGC, Vissir3. 11
- Figura 5.** Ejemplo de la ubicación de los puntos de muestreo designados en un radio del corro 1. Con base en el mosaico de imágenes de 2017. Fuente Lobo et al. (En preparación). 12
- Figura 6.** Toma de la muestra y su posición en el perfil de suelo y dimensiones del Bloque indisturbado..... 13
- Figura 7.** A) Bloques secándose al aire, B) Estufa utilizada para secar las muestras a 40 °C. 13
- Figura 8.** Muestras cubiertas con la mezcla de resina, durante el proceso impregnación. 14
- Figura 9.** A) Sierra utilizada para el proceso de corte de las láminas gruesas, B) láminas gruesas. 15
- Figura 10.** A) Rayado de las láminas gruesas. B) Máquina pulidora. 15

Figura 11. A) Lámina gruesa después del primer pulido. B) Proceso de limpieza con hexano en máquina de ultrasonido.	16
Figura 12. Colocación del vidrio definitivo a la lámina gruesa.	16
Figura 13. A) Sierra usada para cortar los "sándwich". B) Láminas en el vidrio definitivo después del corte.	17
Figura 14. A) Colocación de láminas para pulido final con la máquina. B) Proceso de pulido final a mano.	17
Figura 15. A) Limpieza final con hexano en ultrasonido. B) Etiquetado definitivo.	18
Figura 16. Perfil modal y detalle de horizontes descritos en campo.	22
Figura 17. Escaneos de la sección delgada 3 2013 1. Izquierda) usando polarizadores paralelos. Derecha) usando polarizadores cruzados. Ancho de imágenes: 5,5 cm. Estructura laminar y bloques subangulares.	25
Figura 18. Escaneos de la sección delgada 1 2013 1. Izquierda) usando polarizadores paralelos. Derecha) usando polarizadores cruzados. Ancho de imágenes: 5,5 cm. Estructura granular y bloques subangulares.	25
Figura 19. Esporas equinuladas. A y B: corro 3, zona "2013", repetición 2, PPL: polarizadores paralelos. C: corro 3, zona "2019", repetición 1, PPL. D: corro 3, zona "2019", repetición 1, XPL: polarizadores cruzados.	28
Figura 20. Esporas anaranjadas. A: corro 3, zona "2019", repetición 2, PPL. B: corro 3, zona "2019", repetición 2, XPL. C: corro 3, zona "2013", repetición 1, PPL. D: corro 3, zona "2019", repetición 1, PPL. E: corro 2, "Fuera", repetición 1, PPL. F: corro 3, "Centro", repetición 1, PPL.	30
Figura 21. Esporas anaranjadas. Corro 3, zona "2013", repetición 1, PPL.	31
Figura 22. Esporas rugosas cafés y estructura en las que están contenidas. A: corro 2, "Fuera", repetición 2, PPL. B: corro 2, "Fuera", repetición 2, XPL. C: corro 2, zona "2019", repetición 2, PPL. D: corro 1, "Centro", repetición 2, PPL.	32
Figura 23. Esporas rugosas cafés. A: corro 2, "Fuera", repetición 2, PPL. B: corro 2, "Fuera", repetición 2, PPL.	33

Figura 24. Esporas lisas cafés. A: corro 1, zona “2013”, repetición 2, PPL. B: corro 2, “Centro”, repetición 1, PPL. C: corro 3, zona “2019”, repetición 2, PPL. D: corro 2, ubicación “Fuera”, repetición 2 PPL. E: corro 2, zona “2013”, repetición 1, PPL. F: corro 2, zona “2013”, repetición 1, XPL.....	34
Figura 25. Esporas lisas cafés. A: corro 2, zona “2013”, repetición 1, PPL. B: corro 2, zona “2013”, repetición 1, PPL.....	35
Figura 26. Esporas cuadradas cafés. A: corro 2, zona “2019”, repetición 1, PPL. B: corro 2, zona “2019”, repetición 1, XPL. C: corro 3, zona “2013”, repetición 1, PPL. D: corro 3, “Centro”, repetición 1, PPL. E: corro 3, zona “2013”, repetición 1, PPL. F: corro 3, zona “2013”, repetición 1, PPL.....	36
Figura 27. Esclerocios grandes. A: corro 1, zona “2013”, repetición 1, PPL. B: corro 1, zona “2013”, repetición 1, XPL.....	37
Figura 28. Esclerocios grandes. A: corro 3, “Centro”, repetición 2, PPL. B: corro 3, “Centro”, repetición 2, XPL.....	38
Figura 29. Esclerocios pequeños. A: corro 2, zona “2013”, repetición 1, PPL. B: corro 2, zona “2013”, repetición 1, XPL. C: corro 2, “Fuera”, repetición 2, PPL. D: corro 2, “Fuera”, repetición 2, PPL.	39
Figura 30. Esclerocios pequeños. A: corro 3, zona “2013”, repetición 1, PPL. B: corro 3, zona “2013”, repetición 1, PPL.....	39
Figura 31. Peritecios A: corro 1, “Centro”, repetición 2, PPL. B: corro 1, “Centro”, repetición 2, PPL.....	40
Figura 32. Hifas de hongos <i>Ascomycetes</i> . A: corro 2, zona “2019”, repetición 2, PPL. B: corro 2, zona “2019”, repetición 2, PPL. C: corro 2, zona “2013”, repetición 1, PPL. D: corro 2, zona “2013”, repetición 1, PPL.	42
Figura 33. Excrementos grandes. A: corro 1, zona “2013”, repetición 1, PPL. B: corro 1, zona “2013”, repetición 2, PPL. C: corro 1, zona “2019”, repetición 2, PPL. D: corro 1, zona “2019”, repetición 2, XPL.....	43

Figura 34. Excrementos de ácaros. A: corro 2, “Fuera”, repetición 1, PPL. B: corro 2, “Fuera”, repetición 2, PPL.	44
Figura 35. Excrementos de ácaros. A: corro 3, zona “2013”, repetición 1, PPL. B: corro 3, “Centro”, repetición 2, PPL. C: corro 2, “Fuera”, repetición 2, PPL. D: corro 2, “Fuera”, repetición 2, XPL.	45
Figura 36. Excrementos de enquitreidos. A: corro 2, “Fuera”, repetición 1, PPL. B: corro 3, “Centro”, repetición 2, PPL. C: corro 2, zona “2013”, repetición 2, PPL. D: corro 2, “Centro”, repetición 1, PPL. E: corro 1, “Centro”, repetición 2, PPL. F: corro 1, “Centro”, repetición 2, XPL.	46
Figura 37. Fisuras y canales rellenos de excrementos. A: corro 2, “Fuera”, repetición 1, PPL. B: corro 2, “Fuera”, repetición 1, XPL. C: corro 1, “Fuera”, repetición 1, PPL. D: corro 1, “Fuera”, repetición 1, XPL.	47
Figura 38. Nódulo impregnativo y anórtico de óxidos de hierro. A: corro 2, “Centro”, repetición 2, PPL. B: corro 3, “Centro”, repetición 2, XPL.	48
Figura 39. Bioesferoides. A: corro 1, “Fuera”, repetición 1, PPL. B: corro 1, “Fuera”, repetición 1, XPL. C: corro 1, zona “2013”, repetición 1, PPL. D: corro 1, zona “2013”, repetición 1, XPL.	49
Figura 40. Fragmentos de carbón. A: corro 1, zona “2013”, repetición 1, PPL. B: corro 1, “Fuera”, repetición 1, PPL. C: corro 2, zona “2019”, repetición 2, PPL. D: corro 2, zona “2013”, repetición 1, PPL.	50
Figura 41. Tallo de una planta herbácea, haces vasculares en la periferia de la estructura, en disposición radial. A: corro 1, “Fuera”, repetición 1, PPL. B: corro 1, “Fuera”, repetición 1, XPL.	51
Figura 42. Hojas de pastos herbáceos, haces vasculares paralelos a la nervadura central. A: corro 2, “Fuera”, repetición 1, PPL. B: corro 2, “Fuera”, repetición 1, XPL.	51

Figura 43. A) Ilustración del corro tipo I generado por *Agaricus tabularis* y la distribución del micelio en el suelo. B) Ilustración del corro tipo II generado por *Calvatia cyathiformis*, la distribución del micelio apenas se puede detectar en el suelo y la zona estimulada se encuentra justo dentro de la zona de los cuerpos fructíferos. Adaptado de Shantz y Piemeisel, (1917). 55

Figura 44. Láminas delgadas escaneadas del corro 1 y delimitación de los horizontes Oi y Oe/a. A: zona “Centro”, repetición 1, PPL. B: zona “2013”, repetición 2, PPL. C: zona “2019”, repetición 2, PPL. D: zona “Fuera”, repetición 1, PPL. 61

Lista de cuadros

Cuadro 1. Características físicas y químicas de los horizontes muestreados. 23

Cuadro 2. Principales características micromorfológicas del corro 1 y sus abundancias relativas. 52

Cuadro 3. Principales características micromorfológicas del corro 2 y sus abundancias relativas. 53

Cuadro 4. Principales características micromorfológicas del corro 3 y sus abundancias relativas. 54

Cuadro 5. Abundancia relativa de las estructuras fúngicas en cada una de las zonas de los corros analizados. 56

Cuadro 6. Abundancia relativa de las estructuras fúngicas en los corros. 57

1. INTRODUCCIÓN Y OBJETIVOS

1.1. Antecedentes

La Bertolina es una zona de interés ecológico, ubicada al NE de la Península Ibérica, en el Pirineo Catalán (Municipio de Navés, Cataluña), en la que sus pasturas se utilizan como parcela experimental para estudios ecológicos, y desde el 2013 se estudia el crecimiento vigoroso en forma de corro que se presenta en las pasturas principalmente durante el otoño (aunque también se han observado en primavera, pero en menor medida).

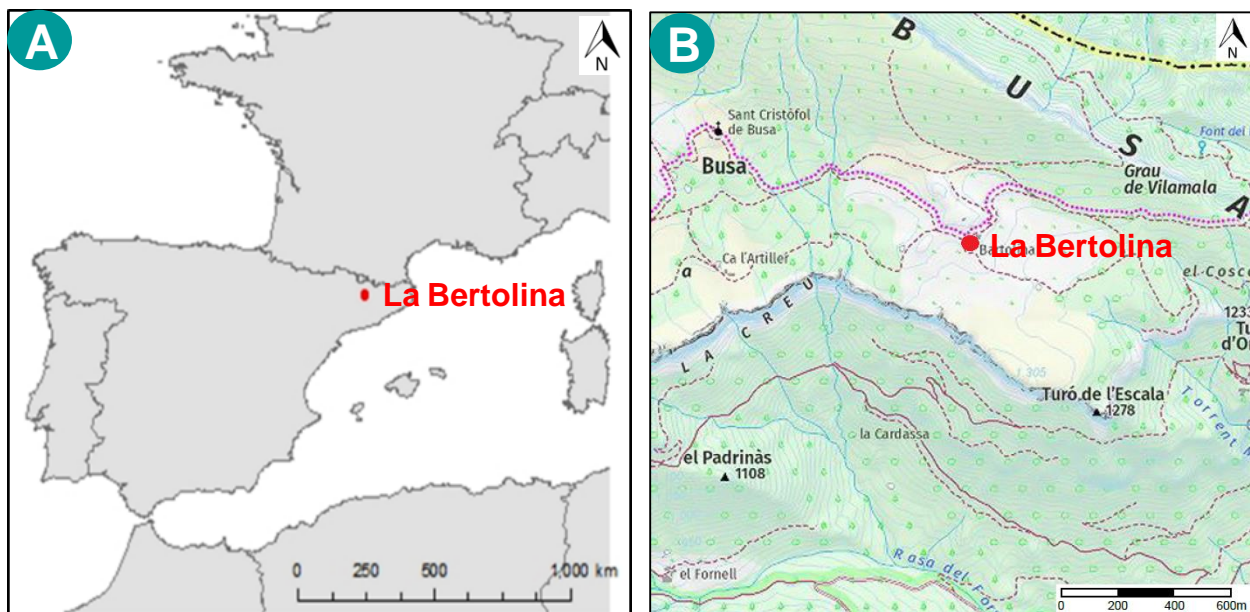


Figura 1. A) El punto rojo localiza La Bertolina, al noreste de la Península Ibérica, dentro de la Comunidad Autónoma de Cataluña, España. B) El punto rojo localiza La Bertolina, dentro del municipio de Navés. Fuente: Instituto Cartográfico y Geológico de Cataluña (ICGC), Vissir3.

En varias comunidades de plantas naturales, sobre dunas de arena, en bosques templados, pero sobre todo en pastizales tanto de EE.UU., Europa y Japón se ha reportado la aparición de crecimiento vegetativo, en forma de anillos regulares o arcos de vegetación, así como círculos de cuerpos fructíferos de hongos (Bonanomi *et al.*, 2013); a estos patrones se les conoce comúnmente como “corros de brujas” o “fairy rings” en inglés (Fidanza *et al.*, 2000; Fox, 2006).

Según Dowson *et al.* (1989) estos patrones de vegetación regulares son producidos por una red de micelios fúngicos que crecen radialmente en el suelo. De forma general

estas formaciones se han atribuido al crecimiento radial de los micelios de *Basidiomicetes* saprófitos (Vargas, 1993 y York, 1998; citados por Marí, 2017). Hay numerosas observaciones sobre la tendencia de los filamentos de hongos a distribuirse de manera bastante uniforme hacia las nuevas áreas del suelo.

Basado en los efectos sobre la vegetación, Shantz y Piemeisel (1917) clasificaron los corros en tres tipos:

- corros tipo I: provocan la muerte o generan un daño seriamente visible en la vegetación;
- corros tipo II: estimulan el crecimiento vegetativo en el margen del corro;
- corros tipo III: no generan ningún efecto visible en la vegetación, pero se presenta un corro con los cuerpos fructíferos.

Basado en la geometría de la fuente de nutrientes miceliales, Gregory (1982) clasificó los corros de brujas en dos tipos: "libres" y "atados". Los primeros son causados por hongos saprofitos que crecen en áreas abiertas como pastizales seminaturales y campos de golf, mientras que los segundos son causados por hongos ectomicorrícicos que crecen en asociación con árboles.

Los corros de brujas son muy importantes en la creación de nichos ecológicos, en el ciclo de nutrientes y con respecto a la diversidad fúngica de los suelos de los pastizales (Bonanomi *et al.*, 2013). Actúan como una perturbación biótica local, que al afectar la vegetación establecida, proporciona un espacio vacío libre para el desarrollo de especies pioneras nuevas y colonizadoras. Además, estos patógenos transmitidos por el suelo afectan significativamente la mayoría de las características del suelo, para producir una notable heterogeneidad ambiental a una escala espacial muy pequeña, lo que sugiere un papel clave de estos hongos en la configuración espacial de los pastizales altamente biodiversos (Bonanomi *et al.*, 2013).

Se sabe que más de 50 especies de basidiomicetos pueden producirlos, siendo *Agaricus*, *Amanita*, *Clitocybe*, *Lepista*, *Marasmius*, *Tricholoma* los géneros más representados (Ogawa, 1985). Sin embargo, muchas veces los corros causados por hongos en el suelo pueden confundirse con los formados por insectos (Juergens, 2013), así como por plantas reproducidas por clones (Watt, 1947).

Los corros crecen hacia afuera hasta que se lleguen a una barrera, la cual puede ser en muchos casos otro corro; si no hay barreras u obstáculos, pueden crecer hacia afuera de 8 cm hasta 60 cm por año (Shantz y Piemeisel, 1917).

La aparición de estos corros en pastizales naturales se informó hace muchos años (Clements, 1916; Shantz y Piemeisel, 1917 y Bayliss-Elliott, 1926 citados por Bonanomi *et al.*, 2013); pero, la interacción entre hongos y plantas se ha centrado principalmente en el césped, campos de golf y praderas manejadas por el hombre, ya que es donde se reconocen como un problema fitopatológico (Bonanomi *et al.*, 2013).

Los hongos pueden generar daño directo, mediante la liberación de fitotoxinas (Blenis *et al.*, 2004), o por la penetración del micelio en el tejido vivo de las raíces (Terashima *et al.*, 2004), o bien indirectamente, al modificar en gran medida las características del suelo, porque, durante la expansión radial subterránea del micelio, se mineraliza el C orgánico del suelo en la zona interna del corro, así como las reservas de K, P y Ca, disminuyen en comparación con los pastizales externos (Fisher, 1977; Edwards, 1984 y Bonanomi *et al.*, 2012).

Yang *et al.* (2019) indican que los hongos pueden desempeñar un papel importante en la mineralización del fósforo, porque en su estudio la concentración de fósforo asimilable fue superior en las zonas de mayor crecimiento vegetativo de los corros.

Al colonizar el suelo pueden mejorar la mineralización de la materia orgánica en el suelo y también afectar otras propiedades como el pH y la salinidad, además pueden inducir una notable hidrofobicidad del suelo. En algunos casos se observan cambios en la composición florística en las zonas donde se han desarrollado los corros de brujas, así como cambios abruptos en las características del suelo (Bonanomi *et al.*, 2012). En Reino Unido en pastizales seminaturales se reportó que el paso de *A. campestris* a través del suelo provocó una fuerte disminución en el contenido de materia orgánica y las reservas de nutrientes (Edwards, 1984).

En los corros tipo II, de la clasificación de Shantz y Piemeisel (1917), conforme crece el micelio, segrega compuestos químicos en el suelo, en la zona de avance radial del corro, descomponiendo y utilizando la materia orgánica como suministro de nutrientes, durante ese proceso los carbohidratos son consumidos o reducidos y partes del material

proteico es consumido por el hongo y reducido a forma amoniacal, por lo que la hierba en el borde exterior del corro se beneficia y por un breve tiempo, dichos nutrientes adicionales hacen que el césped sea verde oscuro, más alto y más grueso que el resto del césped o pasto.

Según Edwards (1988), los hongos productores de corros de brujas crecen en la materia orgánica del suelo y liberan nutrientes en el suelo, lo que resulta en una mayor disponibilidad de fósforo y nitrógeno dentro de las zonas de mayor crecimiento vegetativo, en contraste con el exterior del corro. Aunque, estos síntomas son más evidentes en céspedes con deficiencia de nutrientes, especialmente nitrógeno e hierro (Butler y Kerns, 2017).

Caesar-TonThat *et al.* 2013; Yang *et al.* (2018b) y Yang *et al.* (2019), indican que el N total generalmente disminuye después del paso de hongos (reportan aumentos de NH_4^+ y NO_3^- en las zonas donde se presenta el mayor crecimiento vegetativo).

Según Fisher (1977), el crecimiento exuberante de las plantas en las áreas afectadas por el corro se atribuye a la liberación de nutrientes del suelo, especialmente de N inorgánico, a través de la mineralización fúngica de la materia orgánica del suelo.

Bonanomi *et al.* (2012) y Yang *et al.* (2019), indican que la mejora del crecimiento de las plantas en la zona de estimulación de los corros, también puede atribuirse a cambios en la funcionalidad de la comunidad microbiana o la promoción de especies seleccionadas de microorganismos.

El efecto principal, en lo que respecta a la química del suelo, es transformar la proteína (posiblemente también los diferentes compuestos nitrogenados) de la materia orgánica del suelo en compuestos de nitrógeno que están fácilmente disponibles para las plantas superiores, mientras que las diferencias físicas en el suelo en las zonas de corros de brujas se deben al crecimiento del hongo y al efecto de la cantidad de otra vegetación desarrollada en las diferentes zonas (Shantz y Piemeisel, 1917).

En cuanto a los cambios en las propiedades físicas, se hace referencia principalmente a la humedad y la infiltración de agua en el suelo. Según Shantz y Piemeisel (1917), los cambios respecto a la humedad se asocian al aumento en el material nitrogenado

disponible en el suelo ocupado por el micelio más joven, lo cual estimula el crecimiento de los pastos u otras plantas y en consecuencia se presenta una mayor demanda de humedad del suelo.

Rodríguez (comunicación personal, 5 diciembre 2019) en su estudio realizado en La Bertolina en el 2017, no encontró diferencias significativas con respecto al contenido de fósforo disponible en los diferentes puntos de muestreo. Determinó que el calcio intercambiable tampoco presentó diferencias significativas, sin embargo, el nutriente que presentó diferencias significativas fue el potasio extraíble, presentándose mayor contenido en el exterior de los corros, lo que puede atribuirse a que el crecimiento del micelio fúngico hacia el exterior del corro genera un mayor consumo de dicho nutriente conforme avanza.

Según este mismo autor, en las diferentes zonas de aparición de los corros analizadas, el pH no presenta diferencias significativas. Esto puede estar debido a que al tratarse de un suelo con altos contenidos de CaCO_3 , se presenta un efecto tampón, donde el efecto de acidificación que pueden generar los hongos no es suficiente para cambiar significativamente el pH.

En ese mismo estudio, se encontró diferencias significativas en cuanto al contenido de humedad, en las diferentes zonas analizadas, lo cual coincide con lo reportado por Yang *et al.* (2018c), quienes observaron cambios significativos el contenido de agua del suelo al comparar las zonas internas con las externas de los corros.

Edwards, 1984, Yang *et al.* (2018c) y Yang *et al.* 2019, si encontraron cambios significativos en el contenido de fósforo disponible al analizar diferentes zonas de aparición de los corros (mayor contenido en las zonas de más crecimiento vegetativo).

Por su parte Yang *et al.* (2018b), Yang *et al.* (2018c) y Yang *et al.* (2019) reportaron un ligero cambio en el pH debido al efecto de acidificación del suelo ocasionado por el micelio fúngico, contrario a lo reportado por Rodríguez (comunicación personal, 5 diciembre 2019).

Xu *et al.* (2011) mostraron que la relación C/N aumentó aproximadamente un 11% en la zona de crecimiento del hongo, mientras que el pH del suelo en el interior del corro,

no mostró diferencias significativas en comparación con la zona exterior del corro, coincidiendo con los resultados de Rodríguez (comunicación personal, 5 diciembre 2019).

Marí (2017) determinó la composición de la comunidad fúngica del suelo de La Bertolina, mediante análisis genéticos (metabacording con marcadores amplificados de ADN), centrándose particularmente en los hongos pertenecientes a *Ascomycetes* y *Basidiomycetes*; caracterizó la comunidad fúngica a través de las diferentes zonas visibles de los corros de brujas; e identificó especies de hongos que posiblemente causan los efectos del corro en la vegetación.

Esta misma autora, encontró una mayor proporción de *Ascomycetes* que *Basidiomycetes* en zonas de aparición de corros de brujas. Lo mismo reportado por Porras-Alfaro *et al.* (2011), quienes indican que los suelos de pastizales ubicados en zonas semiáridas, están colonizados principalmente por *Ascomycetes*, a diferencia de los bosques boreales y templados, donde los *Basidiomycetes* son el filo dominante (O'Brien *et al.*, 2005). En cambio, Kim *et al.* (2013), describieron un amplio predominio de *Basidiomycetes* en la zonas dentro de los corros de brujas con respecto a las zonas fuera.

Con respecto a la diversidad de la comunidad fúngica en los pastizales de La Bertolina, Marí (2017) encontró que a nivel de filo los *Ascomycetes* dominan en abundancia, representando un promedio de 79,2%, mientras que los *Basidiomycetes* representaron el 18,1% y menos abundantes fueron los *Zygomycetes* (0,4 %), *Glomeromycetes* (0,1 %) y *Chytridiomycetes* (< 0,1 %).

Así mismo, los órdenes más comunes de *Ascomycetes* fueron *Pleosporales* (22,3 %), *Eurotiales* (9,6 %), *Helotiales* (8,3 %), *Hypocreales* (6,8 %), *Sordariales* (4,4 %) y *Geoglossales* (4,1 %) mientras que dentro de los *Basidiomycetes* los *Agaricales* (13,6 %) fueron el orden dominante (Marí 2017).

Los *Ascomycetes* mostraron altas abundancias en todas las zonas y todos los corros, pero los *Basidiomycetes* alcanzaron su punto máximo dentro de las áreas afectadas por los corros de brujas. Los *Agaricales* e *Hypocrales* fueron menos frecuentes fuera de los corros, mientras que los *Pleosporales* y *Eurotiales*, fueron más abundantes fuera de ellos (Marí 2017).

Los *Agaricales* fue el orden dentro de *Basidiomycetes* más comúnmente asociado con la formación de corros de brujas, mientras que una comunidad bien diferenciada se asocia a la zona exterior, principalmente debido a la fuerte disminución en la abundancia relativa de *Agaricales*, y el alto predominio de *Pleosporales* y *Eurotiales*.

Como se detalló anteriormente, la mayoría de los estudios sobre los corros de brujas se han centrado en el efecto del desarrollo del micelio en las propiedades químicas y físicas del suelo, el crecimiento de las plantas y la comunidad microbiana (Bonanomi *et al.* 2013).

En la actualidad no se tiene constancia de información sobre micromorfología de suelos donde se desarrollan corros de brujas, ya que todos los estudios se han centrado en analizar las propiedades físicas, químicas o biológicas, por lo que se desconoce el efecto de los mismos con respecto a la microfábrica del suelo, así como el efecto o la presencia/ausencia de estructuras de hongos, que puedan estar asociadas o no a la aparición de los corros.

Según Porta (2014), la micromorfología de suelos se define como:

“Rama de la ciencia del suelo que estudia muestras de suelo en láminas delgadas, observadas al microscopio petrográfico o por medio de técnicas submicroscópicas. Permite identificar componentes, formas en la que están organizados, grado de alteración, porosidad y rasgos edáficos debidos a procesos edafogénicos”.

La técnica de micromorfología con imágenes en 2-D de secciones delgadas de suelo no perturbado nos permiten estudiar la porosidad del cuerpo del suelo en 3-D a través de las relaciones estereológicas existentes y al mismo tiempo, proporcionar información sobre la microestructura, agregados, edaforrasgos, características biológicas, materia orgánica, actividad fúngica, de fauna y de vegetación, entre otros (Bosch-Serra *et al.*, 2017).

Esta técnica tiene muchas posibilidades de usos desde analizar componentes minerales y componentes orgánicos del suelo, hasta el análisis de polen, clasificación de humus y horizontes orgánicos, paleosuelos, cambios a nivel microestructural, así como

para estudios de génesis (Macphail *et al.*, 1990; Van Mourik, 1999; Vanneste *et al.*, 2008; Zanella *et al.*, 2011; Virto *et al.*, 2013)

Por lo que esta técnica es ideal para determinar si en las zonas de aparición de los corros de brujas se ha generado algún cambio en la parte superficial del suelo, ya sea a nivel microestructural o de rasgos biológicos, atribuible a aquellos.

1.2. Objetivos

El objetivo general de este trabajo es determinar el efecto de la aparición de corros de brujas en las características micromorfológicas de los suelos con pastizales en la región montañosa de los Pirineos Catalanes.

Y los objetivos específicos serían:

- Inventariar y estudiar las diferentes morfologías de estructuras fúngicas en los suelos estudiados.
- Definir si existen cambios a nivel microestructural atribuibles a la aparición de los corros de brujas.
- Establecer si existen diferencias entre el contenido de estructuras fúngicas y rasgos edáficos en función de las zonas de aparición de los corros de brujas.

2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.1. Zona de estudio y diseño experimental

La zona de estudio de La Bertolina ($42^{\circ} 05' 56''$ N y $1^{\circ} 39' 40''$ E), se encuentra ubicada en el Pla de Busa, a 1276 m.s.n.m., en la comarca del Solsonés, en los Pirineos Orientales, al noreste de la Península Ibérica (Figura 2).

La temperatura media anual es de $8,7^{\circ}\text{C}$ y la precipitación anual media de 954 mm, con dos picos, uno en primavera y otro en otoño (Ninyerola *et al.* 2007). El material parental de los suelos corresponde a conglomerados calcáreos poligénicos (ICGC, 2007)

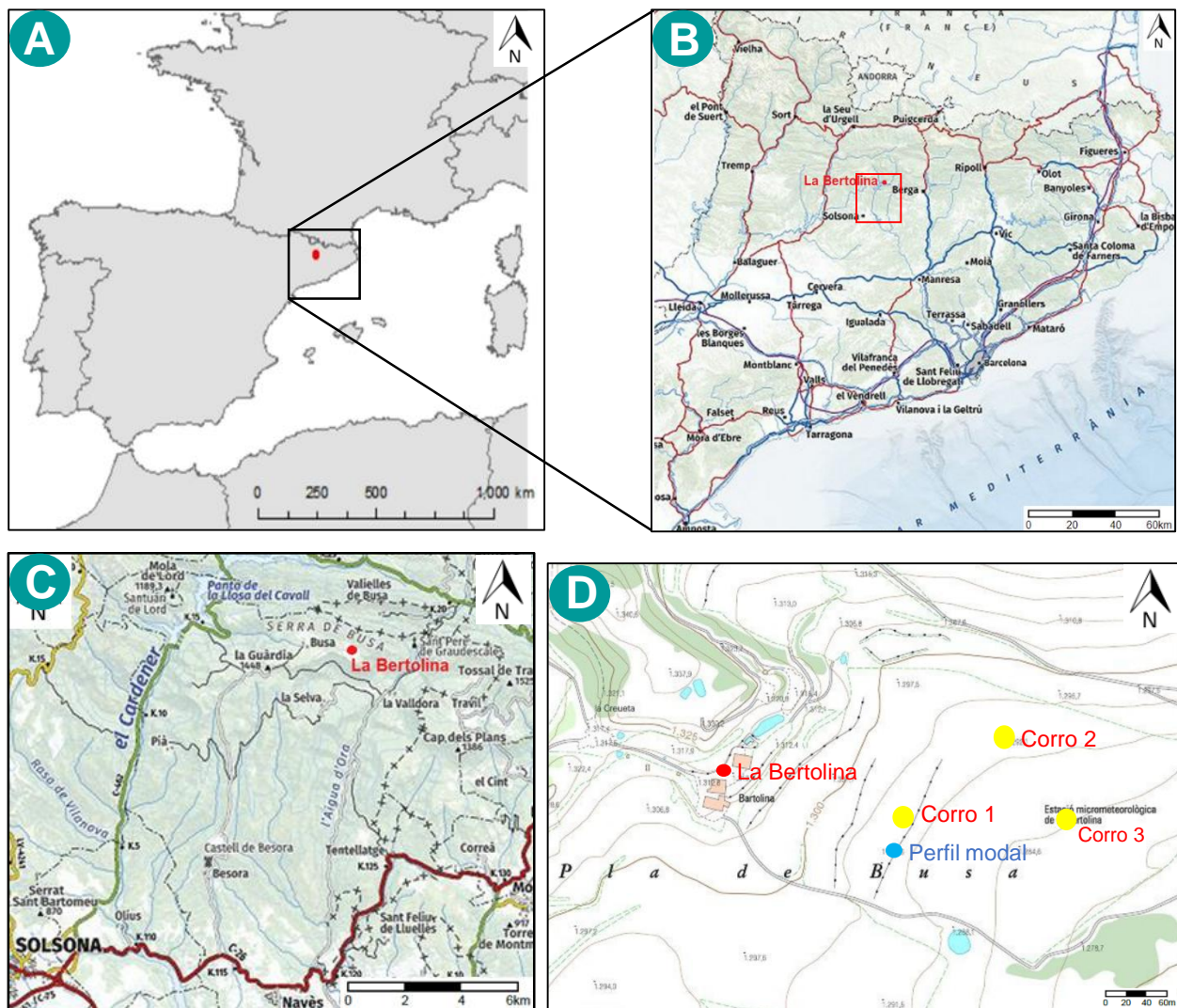


Figura 2. A) El punto rojo localiza La Bertolina, al noreste de la Península Ibérica. B) El punto rojo localiza La Bertolina, dentro de Cataluña. C) El punto rojo localiza La Bertolina, dentro de la comarca del Solsonés. D) El punto rojo ubica La Bertolina, los puntos amarillos ubican los corros analizados, y el punto azul ubica el perfil modal. Fuente: ICGC, Vissir3.

Esta pradera mesoxerofítica montana fue cultivada con cereales y labrada anualmente durante aproximadamente 40 años, hasta 1998. Actualmente es ampliamente pastoreada por ganado (0,44 UGM/ha) de mayo-junio a noviembre, donde la vegetación predominante son pastos (*Festuca arundinacea* Schreb., *Poa bulbosa* L., *Dactylis glomerata* L.), aunque también se encuentran leguminosas y otras hierbas (*Plantago lanceolata* L., *Trifolium pratense* L., *Medicago lupulina* L., etc.) (Marí, 2017).

La toma de muestras se realizó el 02 de abril de 2019, antes de que los corros fueran visibles en la vegetación (Figura 3). La ubicación de los puntos de muestreo en esta área de pastizales fue posible gracias a la georreferenciación a partir del mosaico de imágenes aéreas y teniendo en cuenta información de estudios anteriores (Figura 4). Se eligieron tres corros (1, 2 y 3) con base en su importancia en estudios previos, asimismo, por ser corros completos y porque contaban con bastante distancia entre ellos para evitar interferencias de los mismos.

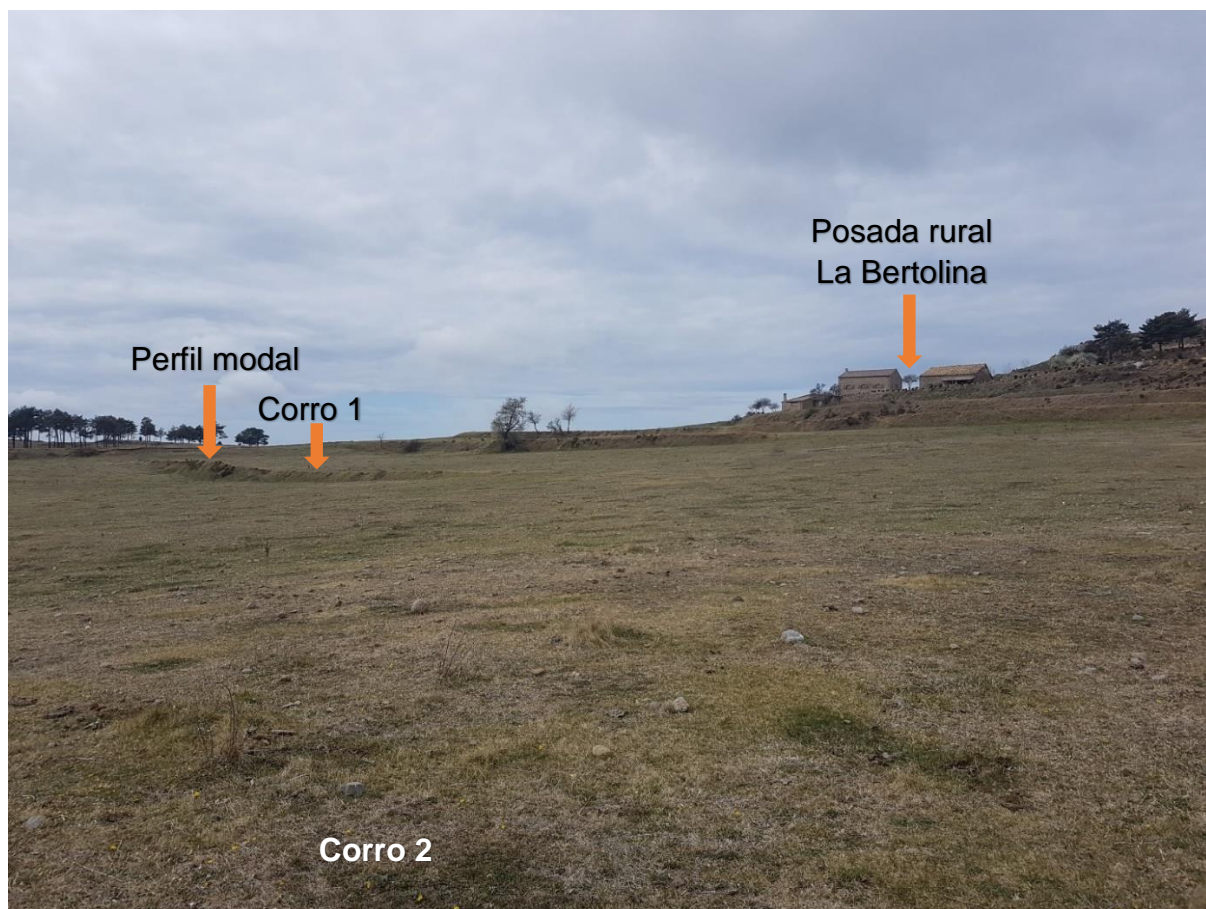


Figura 3. Estado de la vegetación al momento del muestreo y ubicación del perfil modal (02 abril 2019).

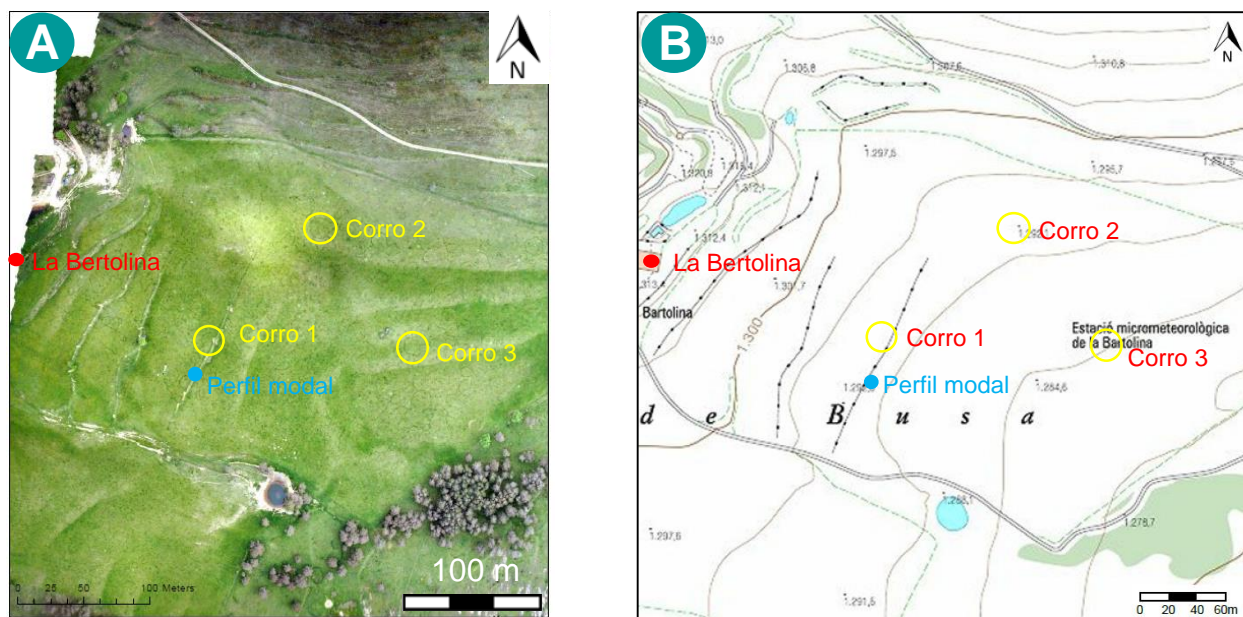


Figura 4. Ubicación de los corros de brujas analizados (círculos amarillos) y el perfil modal (punto azul). A) Mosaico de imágenes aéreas de la zona de estudio. Fuente: Lobo *et al.* (En preparación). B) Mapa topográfico. Fuente: ICGC, Vissir3.

Los suelos de La Bertolina habían sido analizados previamente (Rodríguez, comunicación personal, 5 diciembre 2019) para determinar diferencias físicas y químicas con respecto a las diferentes zonas de los corros, sin embargo, las variables analizadas no presentaron diferencias significativas, por lo que en el presente estudio se decidió únicamente realizar el análisis del perfil modal.

Se describió el perfil modal de suelos de la zona de estudio y se tomaron muestras de 500 gramos, para realizar los análisis físico-químicos de los horizontes descritos (Figura 16). Debido a que el primer horizonte era muy delgado, con límite ondulado y con características descritas en campo similares al segundo horizonte, se tomó una muestra conjunta de dichos horizontes; los otros horizontes descritos se muestrearon individualmente.

La descripción del perfil y la toma de muestras se realizaron el 2 de abril de 2019.

2.2. Análisis físico-químicos

Los horizontes se analizaron siguiendo los métodos descritos por Porta *et al.* (1986); las muestras de suelo se secaron al aire y se tamizaron suavemente a 2 mm; se

determinó para todas las muestras: pH (1:2,5 en agua), conductividad eléctrica (CE) (1:5), carbonatos, materia orgánica del suelo, fósforo asimilable y textura.

Los carbonatos se determinaron usando el calcímetro Bernard, la materia orgánica del suelo se analizó mediante el método Walkley-Black (oxidación húmeda), el fósforo se extrajo con el método Olsen y se determinó mediante espectrofotometría y la textura del suelo se determinó mediante el método de sedimentación discontinua.

2.3. Análisis micromorfológicos del suelo

En cada uno de los tres corros se tomaron cuatro muestras de la superficie del suelo, en un transecto radial a través de cada corro (Figura 5): En el centro del corro ("Centro"); En la zona georreferenciada de aparición del mayor crecimiento vegetativo en el año 2013 ("2013"). En la zona georreferenciada y estimada de aparición del mayor crecimiento de la pastura para el año 2019 ("2019") y fuera del corro ("Fuera"), donde no existiera ninguna posible influencia en el desarrollo vegetativo del pasto (> 2 m).

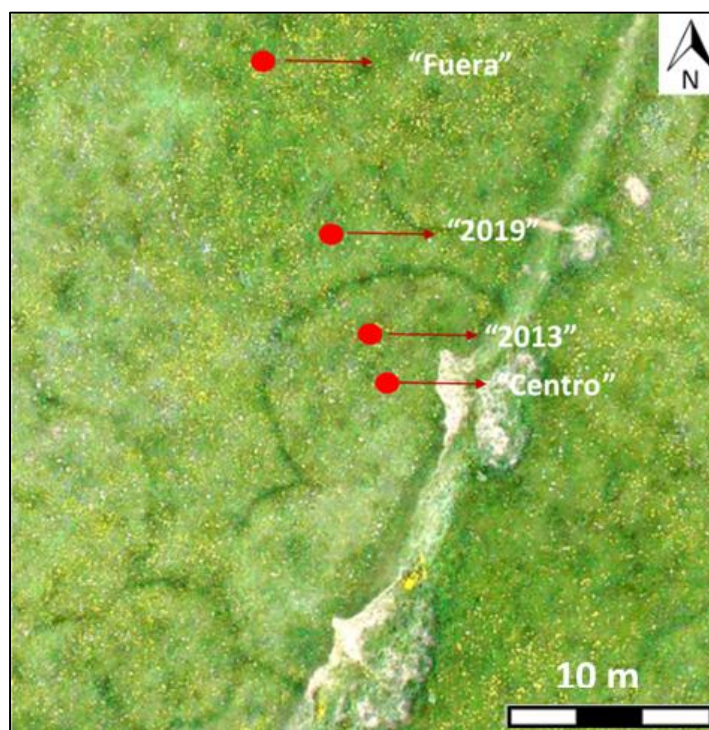


Figura 5. Ejemplo de la ubicación de los puntos de muestreo designados en un radio del corro 1. Con base en el mosaico de imágenes de 2017. Fuente Lobo *et al.* (En preparación).

Se tomaron doce bloques no perturbados de la superficie del suelo (uno en cada punto de muestreo) (incluyendo la vegetación) de 20 cm de largo, 10 cm de ancho y 10

cm de profundidad; fueron envueltos en plástico adhesivo y contenidos en recipientes de tetrabrik, para garantizar que mantuvieran su forma durante el proceso de secado (Figura 6).

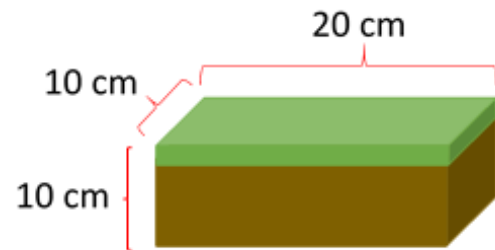


Figura 6. Toma de la muestra y su posición en el perfil de suelo y dimensiones del Bloque indisturbado.

Los bloques se secaron al aire durante un mes y en una estufa a 40°C, las 24 horas antes de la impregnación, con el fin de garantizar el completo secado; no se superaron los 40°C porque temperaturas más altas pueden provocar cambios mineralógicos (por ejemplo, deshidratación de algunas sales) y para no alterar los componentes biológicos (Figura 7).



Figura 7. A) Bloques secándose al aire, B) Estufa utilizada para secar las muestras a 40 °C.

Los bloques se impregnaron con una resina de poliéster, que contenía un diluyente (Monómero de vinil benceno), un catalizador (Peróxido de metiletil cetona), un activador (Octoato de Cobalto) y un tinte fluorescente (Uvitex®, CibaGeigy Ltd, Manchester, Inglaterra). La mezcla se dejó absorber por capilaridad, durante 24 horas; transcurrido el tiempo se agregó más resina hasta cubrir completamente la muestra y que tuviera una lámina de 2 cm de grosor. Posteriormente se dejó secar los bloques impregnados durante 4 semanas (en una cámara de flujo laminar equipada con un extractor para eliminar los vapores orgánicos tóxicos del aire) (Figura 8).

Una vez secos los bloques se cortaron de forma vertical y horizontal usando una sierra circular enfriada por agua hasta obtener dos paralelepípedos de aproximadamente 4 cm de ancho, 10 cm de largo y 1,5 cm de grosor de cada uno de los bloques (Figura 9).



Figura 8. Muestras cubiertas con la mezcla de resina, durante el proceso impregnación.



Figura 9. A) Sierra utilizada para el proceso de corte de las láminas gruesas, B) láminas gruesas.

A continuación se pegaron las láminas gruesas a un vidrio provisional de 5 cm de ancho y 13 cm de largo y se trazaron líneas en diagonal para pulir a máquina el lado libre y obtener una cara perfectamente plana, en la cual adherir el vidrio definitivo (Figura 10).

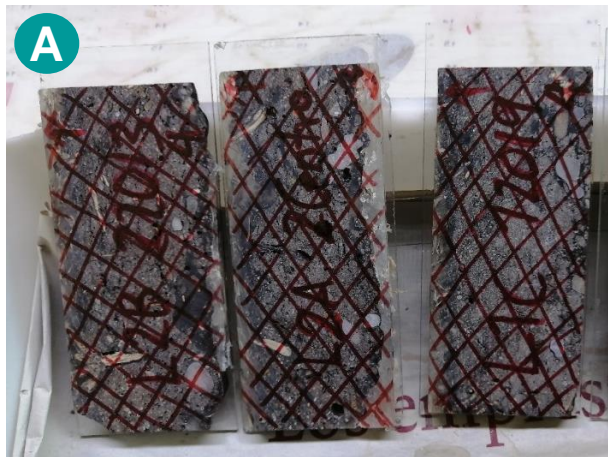


Figura 10. A) Rayado de las láminas gruesas. B) Máquina pulidora.

Una vez eliminadas todas las líneas con la máquina pulidora de la cara definitiva de la lámina, se realizó una limpieza con ultrasonido utilizando hexano como medio (Figura 11).

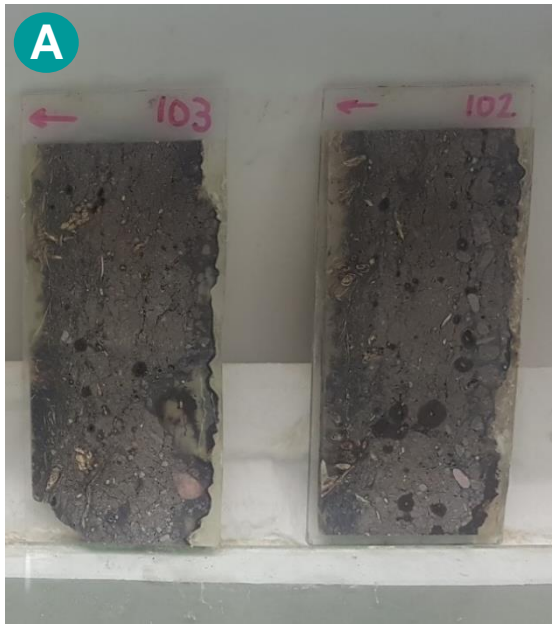


Figura 11. A) Lámina gruesa después del primer pulido. B) Proceso de limpieza con hexano en máquina de ultrasonido.

Después de limpiar y secar la lámina gruesa se adhirió con resina la cara pulida al vidrio definitivo, formando una especie de “sándwich” el cual se dejó reposar durante 24 horas (Figura 12), se limpió el exceso de resina de los bordes y posteriormente se cortó con una sierra circular enfriada por agua (Figura 13).

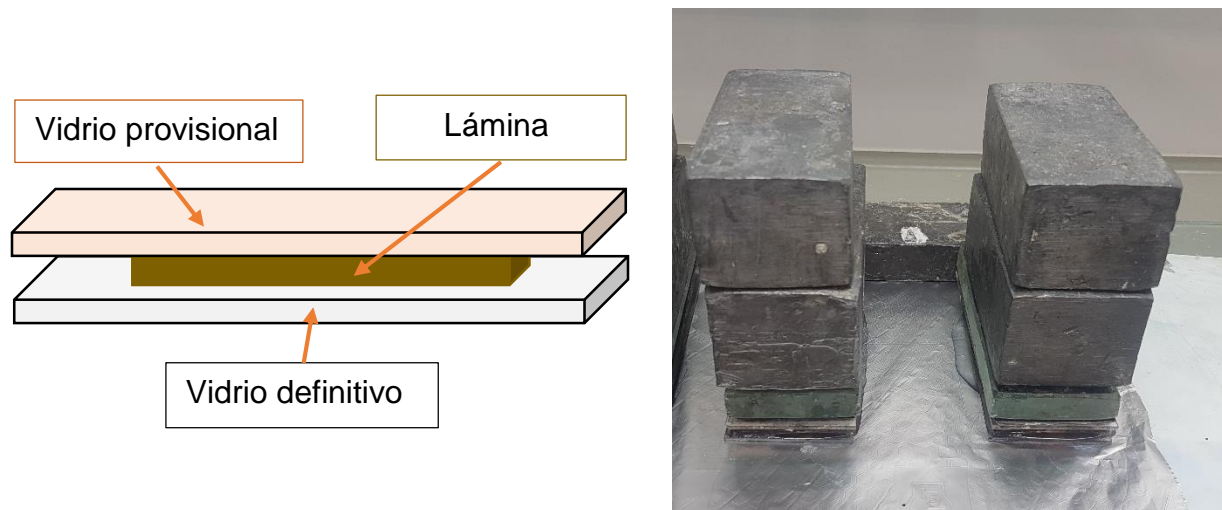


Figura 12. Colocación del vidrio definitivo a la lámina gruesa.



Figura 13. A) Sierra usada para cortar los "sándwich". B) Láminas en el vidrio definitivo después del corte.

Luego de cortados los "sándwiches" se pulieron las muestras en la máquina hasta alcanzar el grosor de aproximadamente 50 micrómetros (μm). Posteriormente, se cambió el disco de pulir diamantado por otro de grano más fino y se siguió puliendo hasta que los granos de cuarzo alcanzaran los grises de primer orden en la imagen microscópica en luz polarizada, la cual se utiliza como indicativo de un adecuado pulido.

Normalmente la lámina no se pule igual en toda la superficie, por lo que es necesario realizar un pulido manual para igualar toda la superficie, ya que si se sigue tratando de pulir toda la lámina a máquina, puede perderse muestra por excesos de pulido. Para pulir a mano se debe utilizar aceite para evitar rayaduras en la lámina definitiva, una lija de agua número 400 y para finalizar el pulido una lija de agua número 500 (Figura 14).



Figura 14. A) Colocación de láminas para pulido final con la máquina. B) Proceso de pulido final a mano.

Posteriormente se realizó un lavado en ultrasonido con hexano para eliminar la suciedad generada al pulir y el aceite. Y por último se realizó el etiquetado de las láminas delgadas (Figura 15).

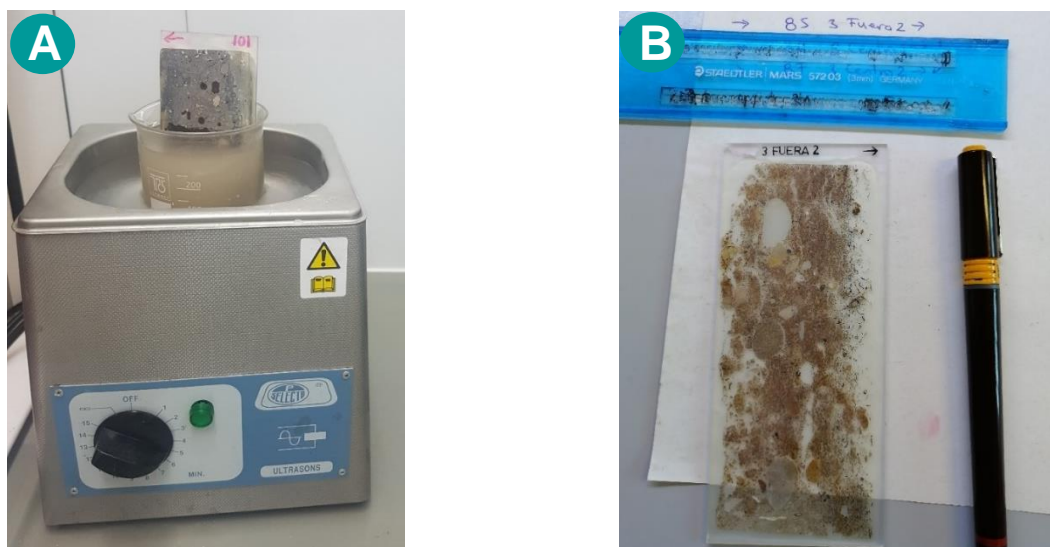


Figura 15. A) Limpieza final con hexano en ultrasonido. B) Etiquetado definitivo.

Se prepararon dos secciones delgadas horizontales de cada bloque de suelo no perturbado, para un total de 24 secciones delgadas horizontales de 5 cm de ancho y 13 cm de largo.

La descripción de cada lámina incluyó el detalle de los horizontes correspondientes a los 5 cm superficiales del suelo, incluyendo la vegetación. Se estudiaron con un microscopio petrográfico Olympus (BX51) y se escanearon en color real utilizando un escáner Epson de alta resolución.

Con el mismo escáner y utilizando dos láminas polarizadas se obtuvieron las imágenes con polarizadores cruzados, las cuales fueron utilizadas junto con las imágenes a color y la observación al microscopio, para la delimitación de los tres horizontes superficiales, así como el análisis microestructural y determinación de la porosidad de las láminas.

Se siguieron las pautas de Bullock *et al.* (1985), Stoops (2003) y Loaiza *et al.* (2015) para la descripción de microestructura, porosidad, características de la masa basal, principales componentes gruesos, características de la micromasa, principales componentes orgánicos material orgánico y edaforrasgos de las láminas delgadas.

Complementariamente los restos de plantas también se describieron siguiendo las pautas propuesta por Giesecking (1975), Nicosia y Stoops (2017) e Ismail-Meyers *et al.* (2018) y la descripción de diferentes excrementos y otros componentes orgánicos se realizó siguiendo las pautas de Giesecking (1975), Stoops (2003), Loaiza *et al.* (2015), Nicosia y Stoops (2017), Zaiets y Poch (2016) y Zaiets y Poch (2018).

Al no disponer de criterios suficientes para la identificación de los hongos a nivel de especie, las estructuras fúngicas se describieron exhaustivamente según criterios personales y se clasificaron tentativamente a nivel taxonómico de orden; siguiendo lo descrito por los siguientes autores: Almeida y Shenck, 1990; Guarro *et al.*, 1999; Brandon *et al.*, 2007; Redecker, 2008; Das y Kayang, 2010; Watanabe, 2010; Castellano *et al.*, 2011; Vizzini *et al.*, 2011; Castellano *et al.*, 2012 Zhang *et al.*, 2012; Cruz-Gutierrez *et al.*, 2015; Debnath, 2015; Marín-Félix, 2015; Smith *et al.*, 2015; Marí, 2017; Muthumari y Hariram, 2017; Paz *et al.*, 2017.

Las estructuras fúngicas se clasificaron según la abundancia relativa, para ello se exploró toda el área de las láminas delgadas y se contabilizó el total de cada una de las estructuras presentes en cada lámina.

Se determinó la lámina de referencia (con mayor contenido de estructuras), en dicha lámina, la abundancia relativa de estas estructuras correspondió aproximadamente al 5% del total de la superficie o volumen aparente de la lámina. Las clases se establecieron en función a esa abundancia.

Las seis clases establecidas en función de la proporción de estructuras presentes fueron las siguientes:

- Ausentes: 0 % de contenido de estructuras.
- Escasas: < 1% del total de la superficie o volumen aparente de la lámina.
- Comunes: 1 – 2 % del total de la superficie o volumen aparente de la lámina.
- Frecuentes: 2 – 3 % del total de la superficie o volumen aparente de la lámina.
- Abundantes: 3 – 4 % del total de la superficie o volumen aparente de la lámina.
- Muy Abundantes: > 4 % del total de la superficie o volumen aparente de la lámina.

3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

3.1. Macromorfología, análisis y clasificación de los suelos

Al describir el perfil modal en campo se determinaron cuatro horizontes: A1 (0 – 2 cm), A2 (2 – 10/12 cm), A3 (10/12 – 27 cm) y Bw (27 – 55/999 cm) (Figura 14), las características de la zona de estudio y los horizontes descritos se detallan en la tabla 1.

Tabla 1. Principales características del perfil modal

Información General

Fecha de descripción: 2/04/2019
Descriptores: Rosa M. Poch y Lourdes M. Salazar
Paraje: La Bertolina
Municipio: Navès

Cartografía

Sistema de coordenadas: UTM
(31N/ETRS_1989)
Coordenada X (m): 389287.2
Coordenada Y (m): 4661623.1
Z (m): 1276 m

Usos del suelo

Vegetación: pastizal de gramíneas y leguminosas.
Usos del suelo: pastoreo.
Suelo mineral descubierto: no.
Tecnología de suelos: terrazas

Geomorfología

Escala de observación: hectométrica.
Forma del relieve: ladera.
Forma en planta y en perfil: rectilíneo.
Modificaciones de la forma: terrazas.
Dinámica de la forma: estable.
Situación del perfil en la forma: tercio superior de la ladera.
Morfología local: margen de una terraza.
Pendiente: < 10 %.
Orientación: Este.

Costa superficial: no.

Grietas superficiales: no.

Material geológico original

Coluvios de conglomerados calizos que no llegan a descarbonatarse.

Material geológico subyacente

Conglomerados calizos y areniscas.

Condiciones de superficie

Gravas (<6 cm): 10 %
Piedras (6 -25 cm): 5 %
Bloques (>25 cm): 0 %
Litología: calizas.
Afloramientos rocosos: no.

Salinidad: no salino (<2 dS/m a 25°C)

Profundidad efectiva de enraizamiento

50 cm

Agua del suelo

Régimen de humedad del suelo: Ústico.
Clase de drenaje: bueno, bien drenado.
Estado de humedad: seco – ligeramente húmedo
Nivel freático: inaccesible.

Clasificación Soil Taxonomy (SSS, 2014):

Ustorthent típico.

Clasificación WRB (WRB, 2015):

Regosol.

Tabla 1. Principales características del perfil modal (cont.)

Descripción de los horizontes del perfil modal

000 – 02 cm A1

EST. HUMEDAD: seco. COLOR DE LA MATRIZ (húmeda): 7,5YR 4/4. MANCHAS: no hay. EST. OXIDOREDUCCIÓN: en estado de oxidación. TEXTURA: franca. ELEMENTOS GRUESOS: no. ESTRUCTURA: fuerte, migajosa, muy fina. COMPACIDAD: poco compacto. FRIABILIDAD: friable. ACUMULACIONES: no. CEMENTACION: no. SISTEMA RADICULAR: normal. PRUEBAS DE CAMPO (reacción al HCl 11%): alta. LÍMITE INFERIOR: ondulado, neto.

02 – 10/12 cm A2

EST. HUMEDAD: seco. COLOR DE LA MATRIZ (húmeda): 7,5YR 4/4. MANCHAS: no hay. EST. OXIDOREDUCCIÓN: en estado de oxidación. TEXTURA: franca. ELEMENTOS GRUESOS: 15 – 20% calizas. ESTRUCTURA: fuerte, migajosa, fina. COMPACIDAD: compacto. FRIABILIDAD: friable. ACUMULACIONES: no. CEMENTACION: no. SISTEMA RADICULAR: normal. PRUEBAS DE CAMPO (reacción al HCl 11%): alta. LÍMITE INFERIOR: ondulado, abrupto.

10/12 – 27 cm A3

EST. HUMEDAD: ligeramente húmedo. COLOR DE LA MATRIZ (húmeda): 7,5YR 4/6. MANCHAS: no hay. EST. OXIDOREDUCCIÓN: en estado de oxidación. TEXTURA: franco arenosa. ELEMENTOS GRUESOS: 25 – 30% calizas. ESTRUCTURA PRIMARIA: fuerte, bloques subangulares, medianos. ESTRUCTURA SECUNDARIA: fuerte, migajosa, mediana. COMPACIDAD: compacto. FRIABILIDAD: firme. ACUMULACIONES: no. CEMENTACION: no. SISTEMA RADICULAR: normal. PRUEBAS DE CAMPO (reacción al HCl 11%): alta. LÍMITE INFERIOR: neto, plano.

27 – 55/999 cm Bw

EST. HUMEDAD: húmedo. COLOR DE LA MATRIZ (húmeda): 7,5YR 4,5/6. MANCHAS: no hay. EST. OXIDOREDUCCIÓN: en estado de oxidación. TEXTURA: franco arenosa. ELEMENTOS GRUESOS: 10 – 15 %, calizas. ESTRUCTURA: débil, bloques subangulares, medianos. COMPACIDAD: poco compacto. FRIABILIDAD: friable. ACUMULACIONES: CaCO₃, Queras, < 1 %. CEMENTACION: no. SISTEMA RADICULAR: normal. PRUEBAS DE CAMPO (reacción al HCl 11%): alta.

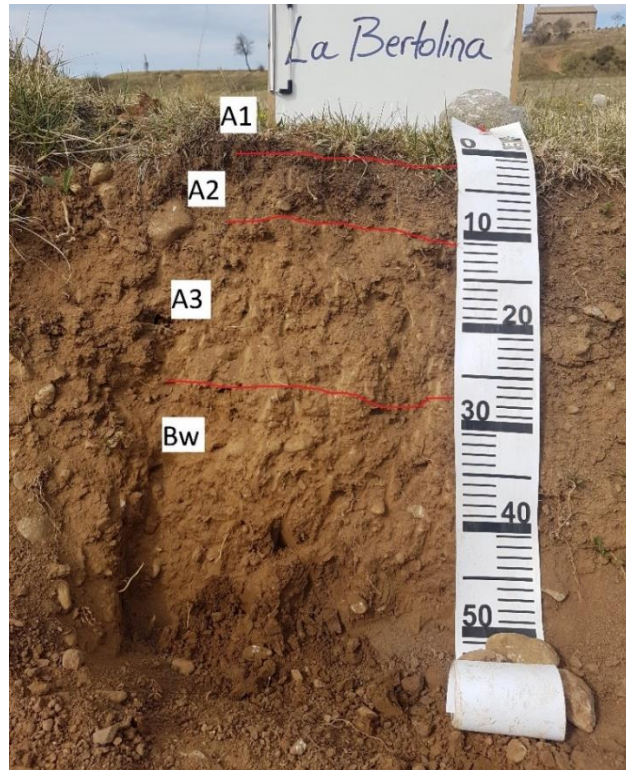


Figura 16. Perfil modal y detalle de horizontes descritos en campo.

Al realizar el análisis con el microscopio para delimitar los horizontes en las láminas delgadas, se determinó la presencia de dos horizontes sobre el horizonte A1, un horizonte Oi y otro Oe/a, con valores promedio de 0,5 - 1 cm de grosor cada uno.

La forma del relieve es ladera y la forma se ha modificado con terrazas, siendo el pastoreo estacional el uso que tiene actualmente esta zona. El suelo es bien drenado, poco pedregoso, moderadamente profundo, la mayor concentración radicular se presenta en los primeros 10 cm superficiales, aunque se observan raíces hasta los 50 cm. Tiene reacción alta al HCl 11% lo cual se debe a la presencia de CaCO_3 , ya que es un suelo formado a partir de coluvios y conglomerados calizos que no llegan a descarbonatarse.

El Cuadro 1 muestra las principales propiedades físicas y químicas de los horizontes analizados. La mezcla de los horizontes A1 y A2 presenta un valor inferior de pH (7,8), mientras que los horizontes A3 y Bw el valor es 8,4 y 8,5 respectivamente. La CE es similar en todos los horizontes. Los carbonatos son más bajos en la capa superior del

suelo y tienden a aumentar con la profundidad. La materia orgánica del suelo y el contenido de P también son mayores en el horizonte superior.

El suelo de La Bertolina es no salino, debido a que la prueba previa de salinidad (CE 1:5) de todos los horizontes es inferior a 0,2 dS/m a 25 °C. Con respecto al contenido de materia orgánica, la mezcla de horizontes A1 – A2 es la que presenta mayor acumulación, con respecto a los otros horizontes, lo cual se debe a que en los primeros 10 cm existe una acumulación absoluta mayor de componentes orgánicos aportados por la pastura, el mayor contenido de raíces y la actividad biológica. El contenido de fósforo es superior en superficie debido a que la mineralización de la materia orgánica constituye una fuente importante de fósforo, sin embargo, no se debe descartar que también puede estar asociado a que la zona haya tenido un uso agrícola en el pasado.

Cuadro 1. Características físicas y químicas de los horizontes muestreados.

Horizonte	Profundidad (cm)	pH	CE (dS/m)	CaCO ₃ eq. (%)	Materia orgánica (%)	Fósforo (Olsen) (ppm)	Arena (%)	Limo (%)	Arcilla (%)
A1 – A2	0 – 10/12	7,8	0,12	12	8,7	12,3	49	29	22
A3	10/12 - 27	8,4	0,10	16	1,7	1,1	56	26	18
Bw	> 27	8,5	0,09	15	1,3	1,6	57	25	18

De acuerdo a los valores de pH el suelo se clasifica como básico (7,6 – 8,5) y la textura en la mezcla de horizontes A1 y A2 es franca, mientras que en los horizontes A3 y Bw es franco arenosa.

3.2. Análisis micromorfológico

Todas las láminas delgadas presentan un pequeño horizonte orgánico continuo (Oi) de un rango de 0,1 – 2 cm de grosor (0,5 – 1 cm de promedio) y un horizonte de transición (Oe/a) que en la mayoría de los casos es discontinuo, de 0,1 – 1 cm de grosor y que se compone de pastos, hojas desmenuzadas, sus restos, excrementos de fauna grande y pequeña, materia orgánica amorfa fina y granos minerales; estos dos horizontes recubren el horizonte mineral A1.

En el horizonte Oe/a y en los primeros centímetros del A1 de la mayoría de láminas delgadas, se presentan excrementos de fauna de *Diptera*, *Isópoda* o *Artrópoda*. Así

mismo, muchos de los canales y fisuras se encuentran rellenos con excrementos, ya sea completos o alterados y restos de hojas y raíces.

Las láminas presentan pequeñas diferencias a nivel microestructural, porosidad, materiales orgánicos y edaforrasgos, los cuales se detallan en el Cuadro 2, Cuadro 3 y Cuadro 4. Tienen las mismas características con respecto la masa basal, donde el límite de material grueso/fino es 20 μm , la distribución relacionada es porfírica espacio simple en todas las láminas, la relación grueso/fino es 30/70 en la mayoría de las láminas, y en las que no, la relación grueso/fino es 40/60, lo que concuerda con la textura franca obtenida en el laboratorio.

Los componentes gruesos son los mismos en todas las láminas, los principales componentes son cuarzo, carbonatos, conglomerados calizos y areniscas cuarcíticas, todos en diferentes tamaños y formas, las calizas principalmente de forma redondeada y algunas veces con presencia de revestimiento de óxidos de hierro. Asimismo, en algunas se presentan frecuentes bioesferoides de carbonatos (únicamente en el corro 1), resultado de la actividad faunística (lombrices).

La micromasa de todas las láminas es de un color café claro, moteada, compuesta por arcilla, limo fino y materia orgánica amorfa. También presentan una contextura cristalítica micrítica de birrefringencia débil, porque el alto contenido de materia orgánica tiende a enmascarar dicha característica.

El material orgánico se encuentra distribuido al azar por toda la lámina; consiste en restos de hojas y raíces de diferentes tamaños y con diversos grados de descomposición que varían desde frescos hasta muy descompuestos, también hay presencia de carbón de tamaños variables y diferentes estructuras fúngicas; los edaforrasgos también son variables en todas las láminas.

3.2.1. Microestructura

Los centímetros superiores del horizonte A1 presentan una estructura migajosa y/o laminar de levemente a moderadamente desarrollada, que cambia en profundidad a una estructura de bloques subangulares moderadamente desarrollada (Figura 17 y Figura 18).

Algunas láminas presentan una estructura laminar que está asociada al pastoreo de ganado, que se realiza en los meses de mayo – junio a noviembre, desde 1998; si bien la carga de unidades animal puede considerarse no excesiva (0,44 unidades animal/ha), este uso prolongado ha podido generar este efecto, el cual no es generalizado porque no se presenta en todas las láminas analizadas.

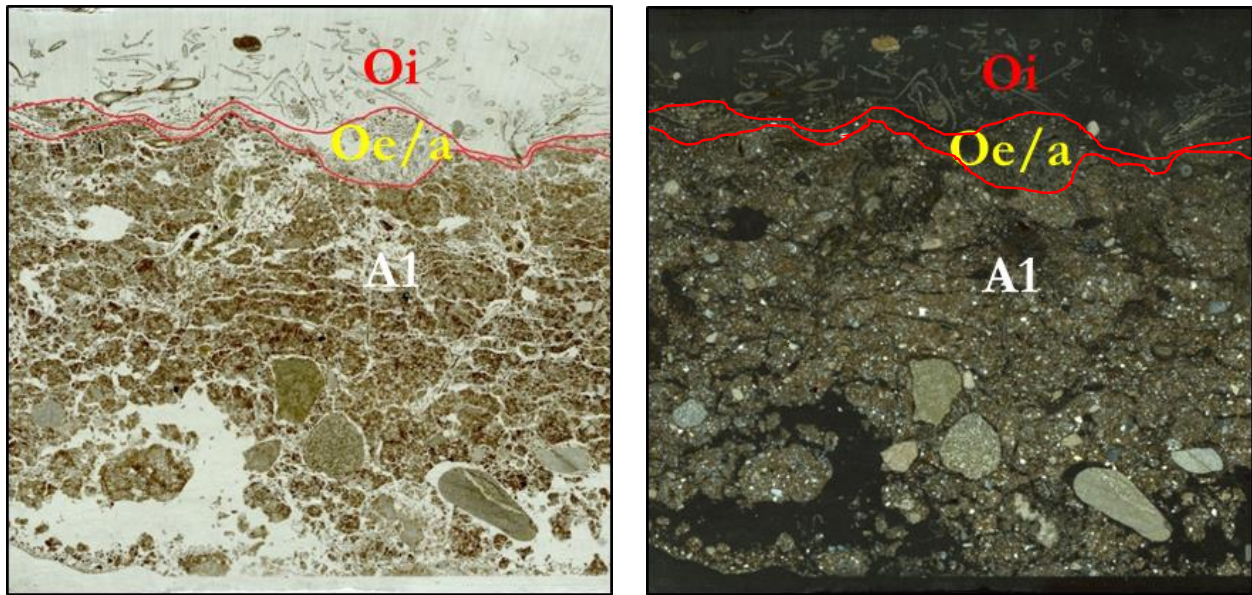


Figura 17. Escaneos de la sección delgada 3 2013 1. Izquierda) usando polarizadores paralelos. Derecha) usando polarizadores cruzados. Ancho de imágenes: 5,5 cm. Estructura laminar y bloques subangulares.

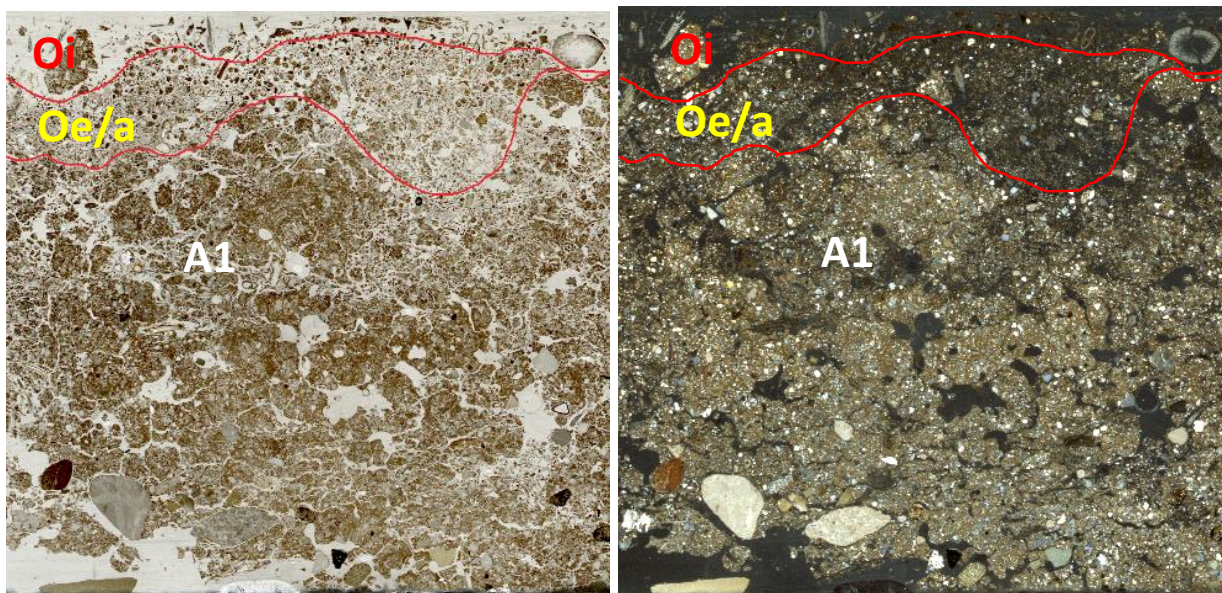


Figura 18. Escaneos de la sección delgada 1 2013 1. Izquierda) usando polarizadores paralelos. Derecha) usando polarizadores cruzados. Ancho de imágenes: 5,5 cm. Estructura granular y bloques subangulares.

Si bien durante el invierno esta zona es cubierta completamente por la nieve, las láminas no presentan rasgos periglaciales, que permitan atribuir que la estructura laminar y fisuras sean ocasionadas por efecto del clima (hielo – deshielo), ya que no se presenta rasgos como la orientación vertical de los elementos gruesos o las gravas. Tampoco se observa acumulación de material fino sobre las gravas, ni la presencia de una cavidad debajo de las mismas; así mismo, las fisuras presentes están perfectamente acomodadas, lo cual descarta que la estructura laminar esté debida al efecto del congelamiento. Por otra parte, el suelo está completamente cubierto con vegetación, por lo que el efecto de las gotas de lluvia, no es suficiente para generar una compactación que provoque la estructura laminar levemente desarrollada en el horizonte A1 de algunas de las láminas delgadas.

Es por ello, que si bien los corros de brujas pueden actuar como una perturbación biótica local, al afectar la vegetación establecida, los resultados indican que ni la composición ni la microestructura de los horizontes superficiales varían según el momento en que apareció el corro en los puntos muestreados, sino que las diferencias a nivel microestructural se asocian al efecto de compactación debida al uso actual de pastoreo de ganado y / o al uso en el pasado de la zona de estudio.

3.2.2. Estructuras fúngicas

La morfología de las diferentes estructuras de los hongos (hifas, micelio, esporas, cuerpos fructíferos, entre otros) desempeña un importante papel para poder establecer una clasificación taxonómica y es de suma importancia poder reconocer estas estructuras para así establecer una posible clasificación. Debido a que no se dispone de criterios suficientes para la identificación de las especies, se ha optado por su descripción exhaustiva y una clasificación tentativa a nivel de órdenes (Almeida y Shenck, 1990; Guarro *et al.*, 1999; Brandon *et al.*, 2007; Redecker, 2008; Das y Kayang, 2010; Watanabe, 2010; Castellano *et al.*, 2011; Vizzini *et al.*, 2011; Castellano *et al.*, 2012; Zhang *et al.*, 2012; Cruz-Gutierrez *et al.*, 2015; Debnath, 2015; Marín-Félix, 2015; Smith *et al.*, 2015; Muthumari y Hariram, 2017; Paz *et al.*, 2017).

En todas las láminas se identificaron un conjunto de rasgos y componentes debidos a la actividad de hongos, los cuales a continuación se analizan:

- a) Esporas equinuladas
- b) Esporas anaranjadas
- c) Esporas rugosas cafés
- d) Esporas lisas cafés
- e) Esporas cuadradas cafés
- f) Esclerocios grandes
- g) Esclerocios pequeños
- h) Peritecios
- i) Hifas

a) Esporas equinuladas

Son estructuras unicelulares ornamentadas de forma globosa, su diámetro es de 20 – 25 μm ; la ornamentación se compone de numerosas terminaciones a modo de espinas que miden de 2-3 μm de largo y cubren totalmente la espora, como un erizo; su coloración es café oscuro y al observar en un aumento mayor, el centro de cada una se ve translúcido. Se encuentran principalmente agrupadas y en el exterior de los restos vegetales (raíces), a 2,5 cm de profundidad, en el horizonte A1 (Figura 19). Están presentes únicamente en el corro 3 en las zonas de aparición “2013” y “2019”. Se ha confirmado a la inversa que estas estructuras corresponden a basidiosporas; taxonómicamente pertenecen al filo: *Basidiomycetes*, clase: *Agaricomycetes*, orden: *Agaricales* (Brandon *et al.*, 2007, Vizzini *et al.*, 2011).

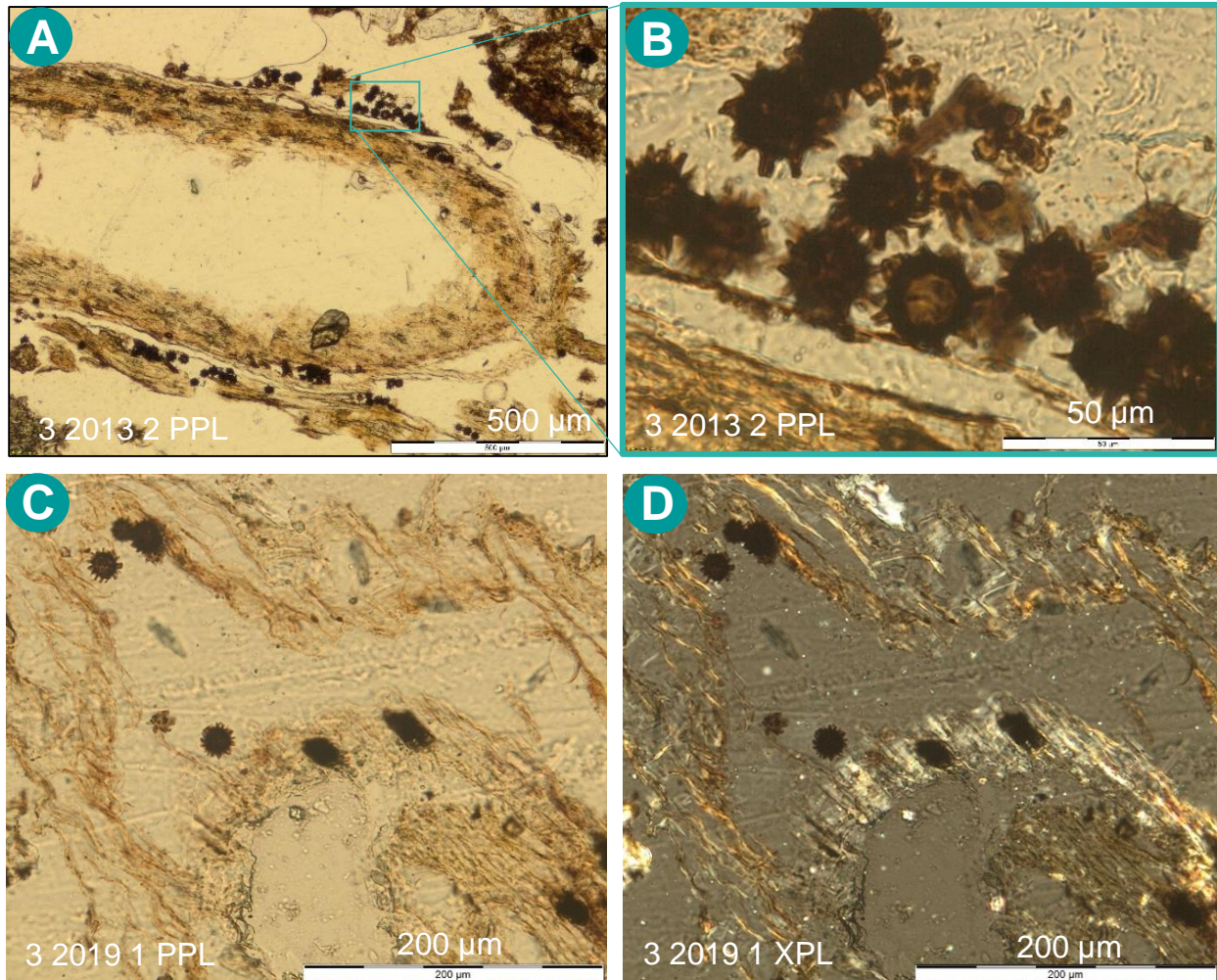


Figura 19. Esporas equinuladas. A y B: corro 3, zona “2013”, repetición 2, PPL: polarizadores paralelos. C: corro 3, zona “2019”, repetición 1, PPL. D: corro 3, zona “2019”, repetición 1, XPL: polarizadores cruzados.

El análisis de la ornamentación de esporas en *Basidiomycetes* es esencial para distinguir muchos géneros y especies (por ejemplo: *Lycoperdon*, *Inocybe*, *Laccaria*, *Lactarius*, *Russula*) (Calonge, 1975; Buyck, 1991; Vizzini *et al.*, 2011). Según Baird y Shanck, (1987), Maire en 1910 discutió por primera vez el valor de la ornamentación de esporas en los estudios taxonómicos del género *Russula*.

Según Marí (2017) en la zona de estudio los hongos del orden *Agaricales* (filo: *Basidiomycetes*) fueron los que más aparecieron en las zonas de formación de los corros. Las estructuras anteriormente descritas únicamente aparecieron en las zonas de aparición “2013” y “2019”, lo cual puede verse como una confirmación de lo descrito por dicha autora.

Kim *et al.* (2013), en su análisis metagenómico de comunidades fúngicas que habitan en la zona de los corros de brujas de *Tricholoma matsutake* (hongo del orden *Agaricales*) también describieron un amplio predominio dentro de los corros de *Basidiomycetes* con respecto a hongos del filo *Ascomycetes*.

Por lo tanto la abundancia relativa de estas esporas, parece estar relacionada con las zonas de aparición de los corros.

b) Esporas anaranjadas

Estructuras unicelulares, de forma globosa u ovada, con diámetro de 25 – 40 μm o 25 μm de ancho y 40 μm de largo, son principalmente de coloración anaranjada, pudiendo observarse tonos más claros u oscuros. En la parte central la coloración es más tenue, su pared celular es gruesa, lisa y con una coloración más intensa; se encuentran generalmente en un esporocarpo, el cual es una estructura de forma redondeada, donde las esporas están dispuestas en una capa hemisférica, alrededor de una base de coloración anaranjada, sobre la cual no se forman esporas. Los esporocarpos pueden contener de 3 a más de 10 esporas. Se encuentran principalmente en el horizonte A1 a una profundidad de 2 cm o más (aunque también a menor profundidad), en el material amorfo fino y en los espacios entre agregados. Se pueden llegar a observar desde 1 a más de 50 esporocarpos juntos (Figura 20 y Figura 21). Se presentan en todas las láminas delgadas, el corro 3 es el que presenta mayor abundancia, mientras que el corro 1 es la que presenta menor cantidad. La zona “2019” del corro 1 es la que presenta la mayor cantidad; en el corro 2 las zonas “2019” y “Centro” y en el corro 3 las zonas “2013” y “Centro”, de manera que las zonas de aparición de corros en “2013” y “2019” son las que muestran más esporas de este tipo. En los corros 1 y 2 la zona externa es la que presenta menor cantidad de estas estructuras. En el corro 3 las zonas “2019” y “Fuera” presentan abundancias relativas muy similares en las dos repeticiones. Se presume que taxonómicamente pertenecen al filo: Glomeromicota, clase: *Glomeromicetes*, orden: *Glomerales* (Almeida y Shenck, 1990; Redecker, 2008; Das y Kayang, 2010; Cruz-Gutierrez *et al.*, 2015; Debnath, 2015; Muthumari y Hariram, 2017).

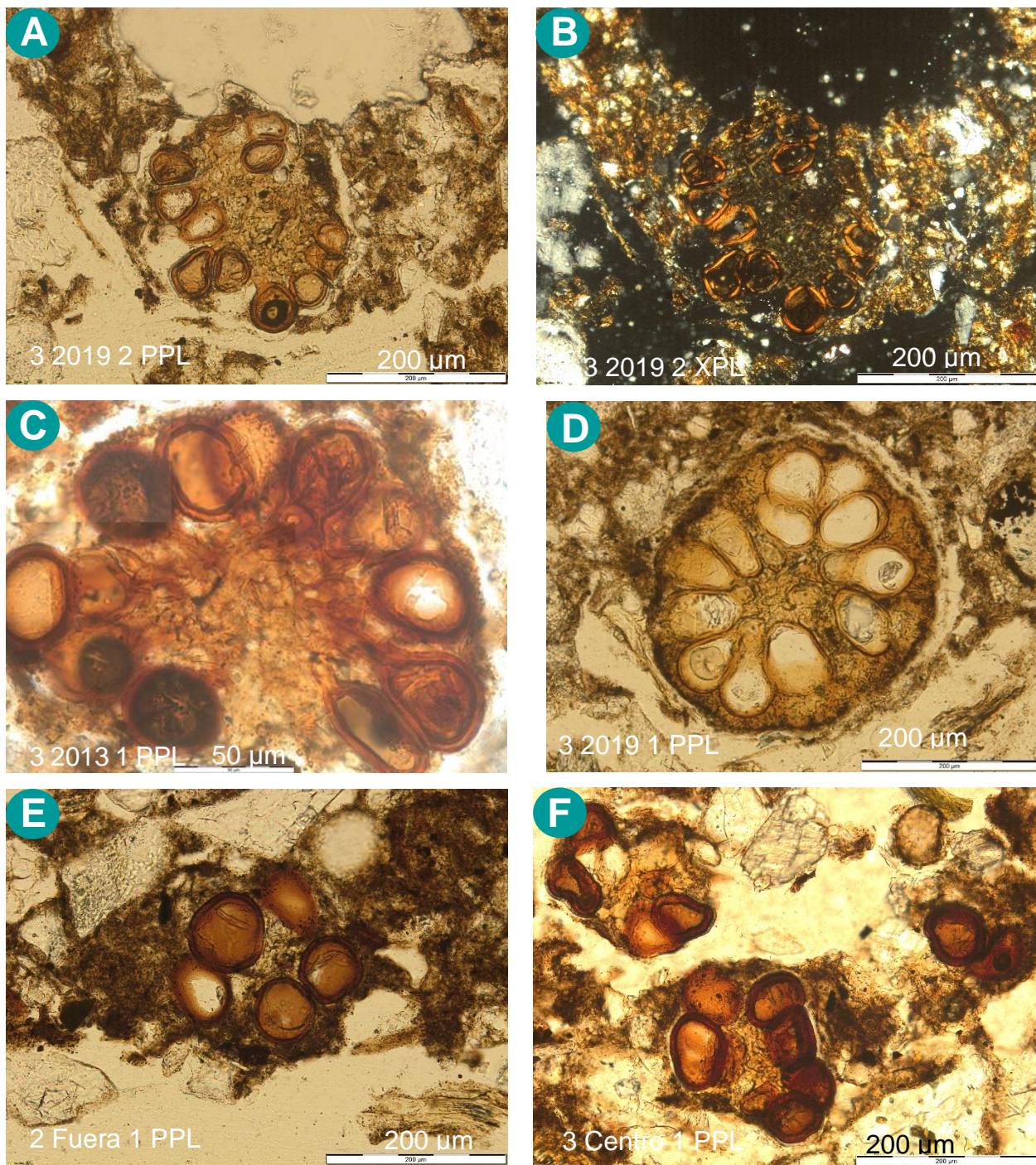


Figura 20. Esporas anaranjadas. A: corro 3, zona "2019", repetición 2, PPL. B: corro 3, zona "2019", repetición 2, XPL. C: corro 3, zona "2013", repetición 1, PPL. D: corro 3, zona "2019", repetición 1, PPL. E: corro 2, "Fuera", repetición 1, PPL. F: corro 3, "Centro", repetición 1, PPL.

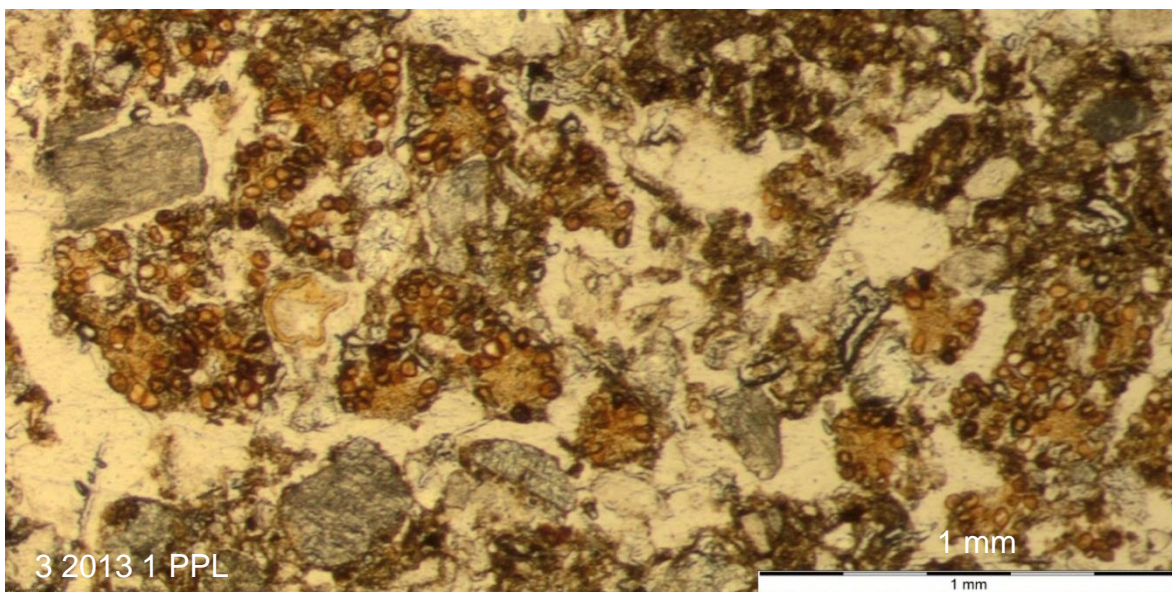


Figura 21. Esporas anaranjadas. Corro 3, zona “2013”, repetición 1, PPL.

Estos hongos presentan micelios no septados (cenocitos) y se caracterizan por ser generalmente hipogeos y tener sólo reproducción asexual. Las esporas germinan en el suelo hasta colonizar una raíz y posteriormente forman estructuras micorrícicas de arbusculos y vesículas (Redecker, 2008).

Los *Glomeromicetes* son hongos simbiosntes obligados con las raíces de las plantas y constituyen las micorrizas arbusculares, que son un tipo de ectomicorriza. Esta simbiosis obligada con diferentes plantas de los pastos da sentido a que su abundancia relativa sea similar en todas las zonas de cada corro. La razón por la cual se presenten en mayor medida en las zonas de mayor crecimiento vegetativo de los corros, puede asociarse a que como la planta crece más vigorosamente produce mayor cantidad de nutrientes y por ende se benefician también los hongos micorrícicos.

Por su funcionalidad y mayor abundancia relativa, estas esporas parecen estar relacionadas con la aparición de los corros.

c) Esporas rugosas cafés

Son estructuras unicelulares ornamentadas de forma globosa, con el exterior rugoso, de coloración café oscuro, que presentan una pared gruesa (7 – 10 μm), con una tonalidad más oscura que la parte central. Su diámetro es de 35 – 50 μm . Se encuentran en grupos de 3 a 17 unidades (lo más común es menos de 10 unidades), algunas se

encuentran completas y otras fragmentadas, contenidas en una estructura de forma redondeada o bien que se ajusta a espacios entre agregados y el material orgánico amorfo del horizonte A1; se presentan a 2 – 3,5 cm de profundidad o más (Figura 22 y Figura 23). Se observan en todas la zonas muestreadas. El corro 2 es el que presenta la mayor cantidad de estas estructuras, principalmente en la zona “2019” y “Fuera”; en el corro 1 la mayoría se presentan en las zonas “Centro” y “Fuera” (3 grupos pequeños en cada una), mientras que en el corro 3 sólo hay un grupo pequeño en la zona de aparición “2013” y otro en la zona “2019”. Estas estructuras taxonómicamente pertenecen al filo: *Ascomycetes*, clase: *Eurotiomycetes*, orden: *Eurotiales* (Guarro *et al.*, 1999; Castellano *et al.*, 2011; Castellano *et al.*, 2012; Marín-Félix, 2015; Paz *et al.*, 2017).

La abundancia relativa de estas esporas no parece tener relación con las zonas de aparición de los corros, porque están en todas las zonas, sin ningún patrón atribuible.

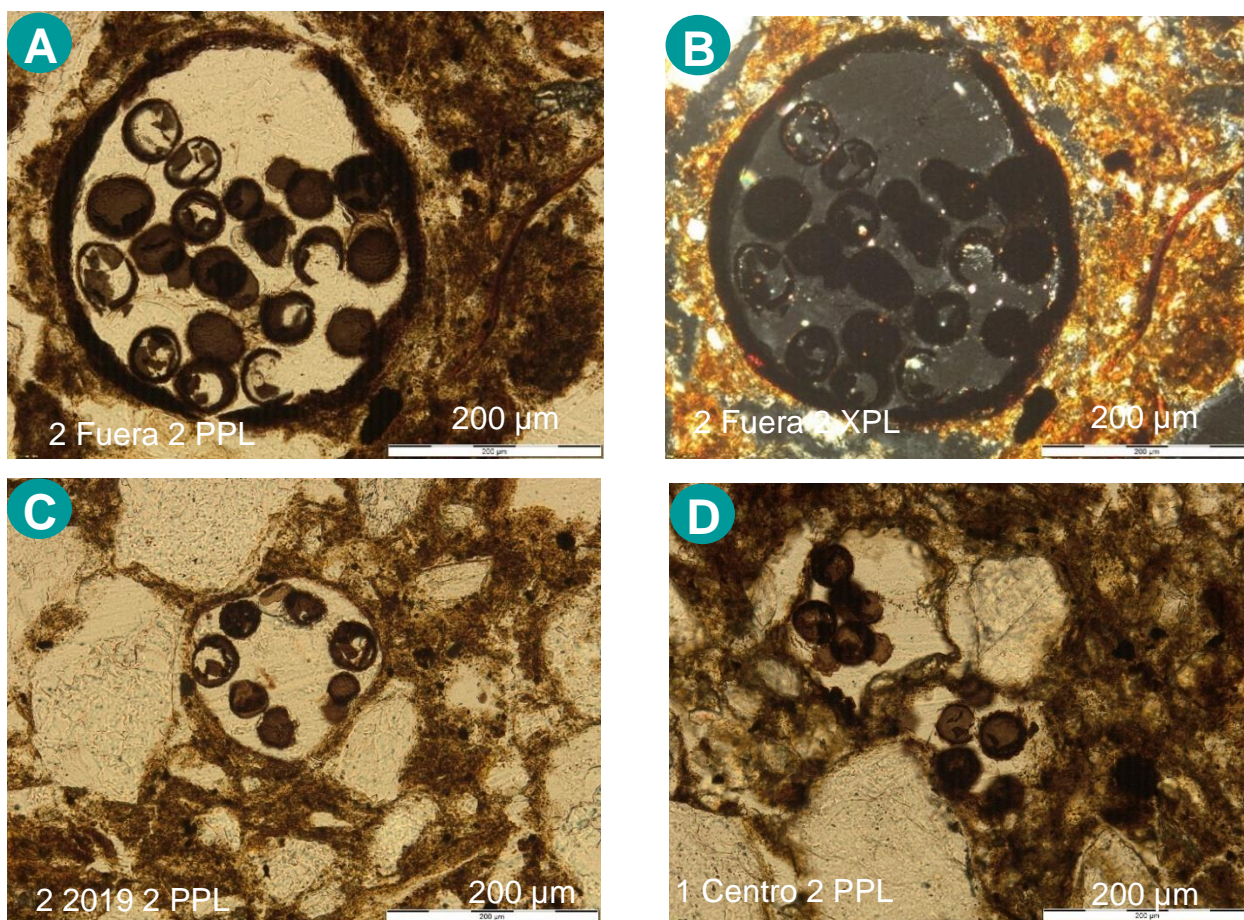


Figura 22. Esporas rugosas cafés y estructura en las que están contenidas. A: corro 2, “Fuera”, repetición 2, PPL. B: corro 2, “Fuera”, repetición 2, XPL. C: corro 2, zona “2019”, repetición 2, PPL. D: corro 1, “Centro”, repetición 2, PPL.

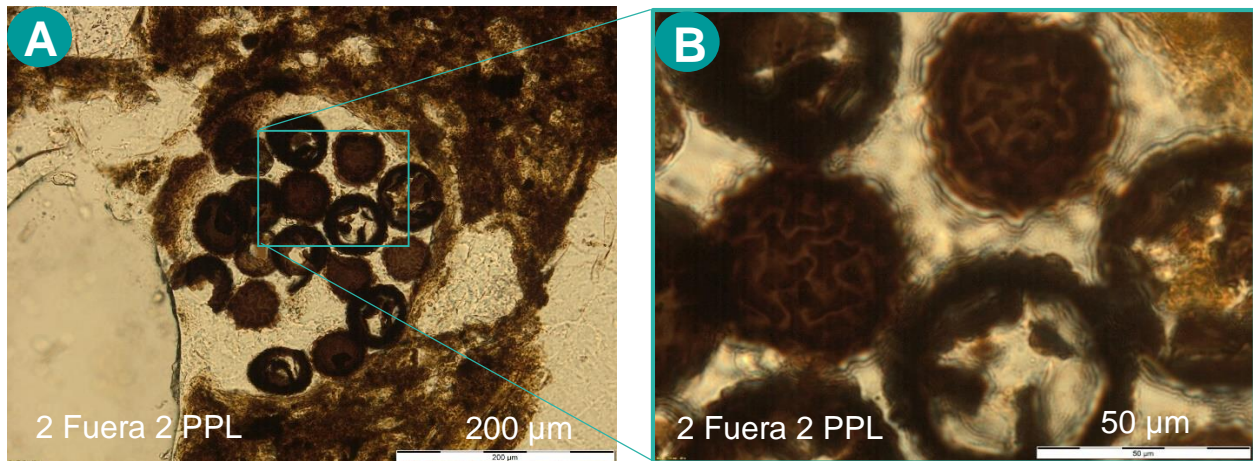


Figura 23. Esporas rugosas cafés. A: corro 2, “Fuera”, repetición 2, PPL. B: corro 2, “Fuera”, repetición 2, PPL.

d) Esporas lisas cafés

Son estructuras unicelulares, de forma globosa a ovada, no ornamentadas, de coloración café, la parte central es de coloración más clara y translúcida, su pared celular lisa, de 2 – 4 µm de grosor y con una coloración más intensa que la parte central. Su diámetro es de 10 – 15 µm, se encuentran en la parte exterior de restos de tejidos vegetales o material orgánico amorfo, suelen estar en grandes grupos, y las estructura que las contiene suele ser redondeada o bien ajustarse a la forma del resto vegetal. Esta estructura tiene bordes de coloración café intenso y al igual que las esporas tampoco es birrefringente. Se presentan principalmente en el horizonte A1, a una profundidad de 1 – 5 cm, pero también en restos del horizonte Oe/a (Figura 24 y Figura 25). Se observan en mayor cantidad en el corro 2, principalmente en la zona “2013”, seguida del “Centro” y “Fuera”; en el corro 3 se presentan 3 grupos grandes en las zonas “2013”, “2019” y un grupo pequeño “Fuera”; en el corro 1 sólo se observan dos grupos pequeños en la zona de aparición “2013” y “2019”. Por sus características se presume que estas estructuras taxonómicamente pertenecen al filo: *Ascomicetes*, clase: *Dothideomycetes* orden: *Pleosporales*, (Guarro *et al.*, 1999; Watanabe, 2010, Zhang *et al.*, 2012).

La abundancia relativa de estas esporas no parece guardar ninguna relación con las zonas de aparición de los corros, ya que se presentan tanto en el interior como en el exterior.

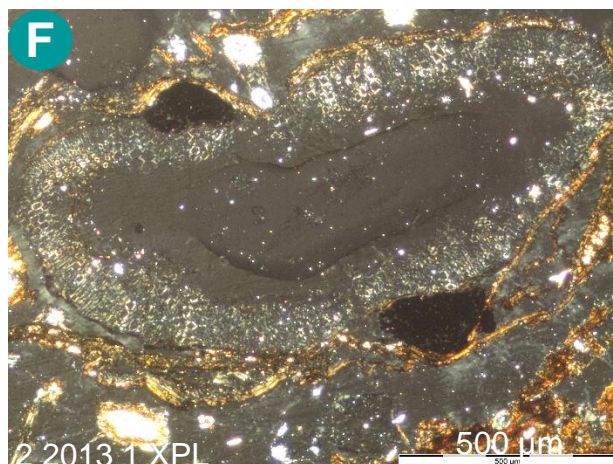
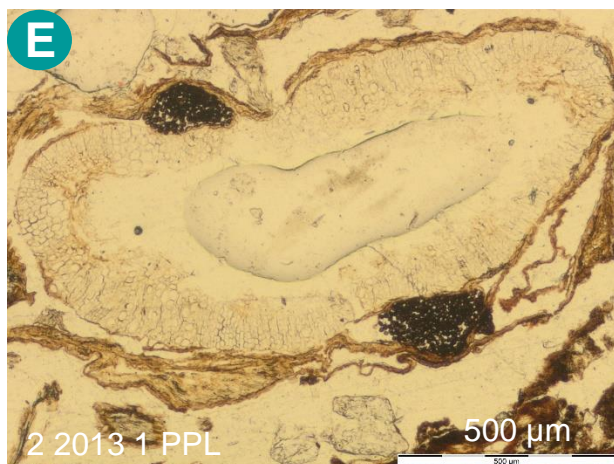
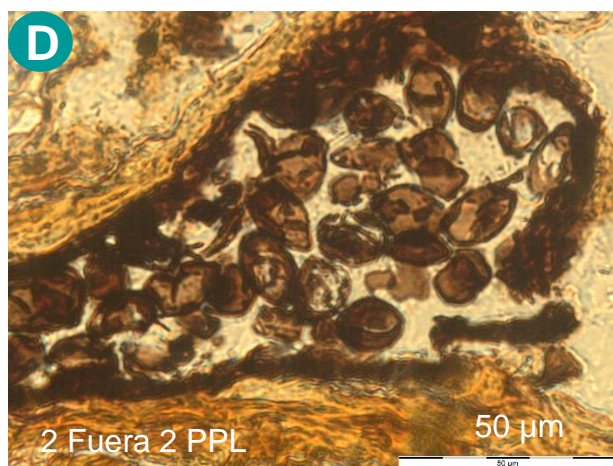
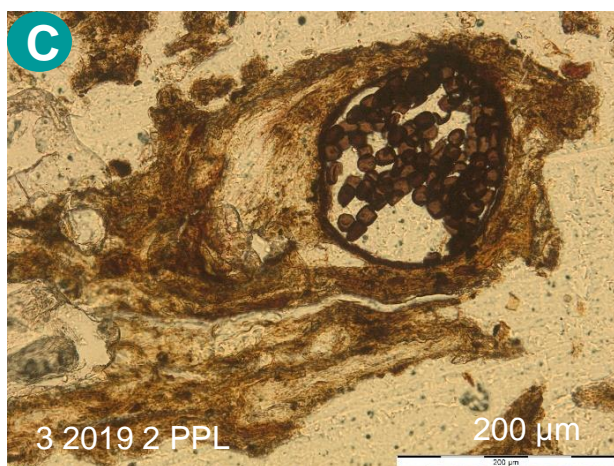
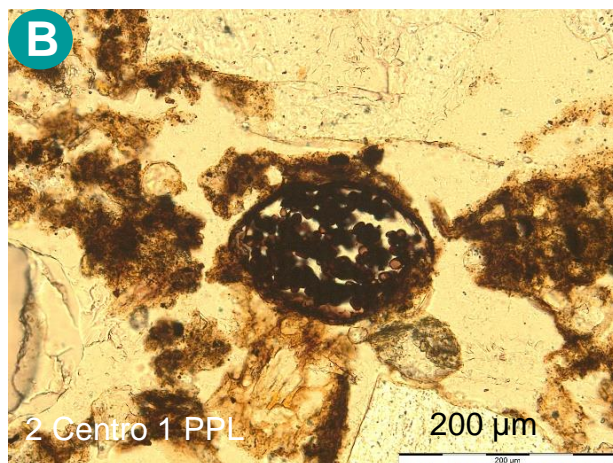
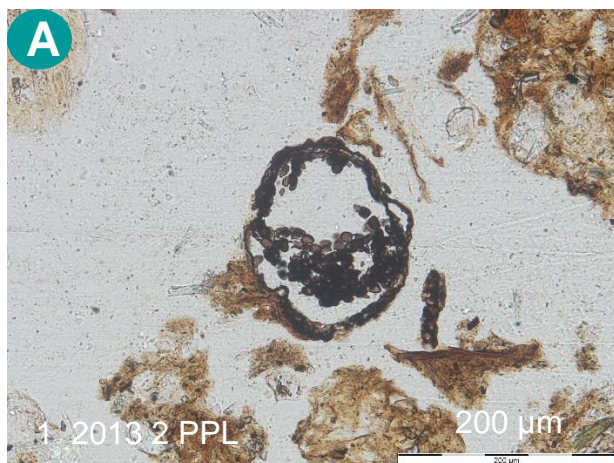


Figura 24. Esporas lisas cafés. A: corro 1, zona "2013", repetición 2, PPL. B: corro 2, "Centro", repetición 1, PPL. C: corro 3, zona "2019", repetición 2, PPL. D: corro 2, ubicación "Fuera", repetición 2 PPL. E: corro 2, zona "2013", repetición 1, PPL. F: corro 2, zona "2013", repetición 1, XPL.

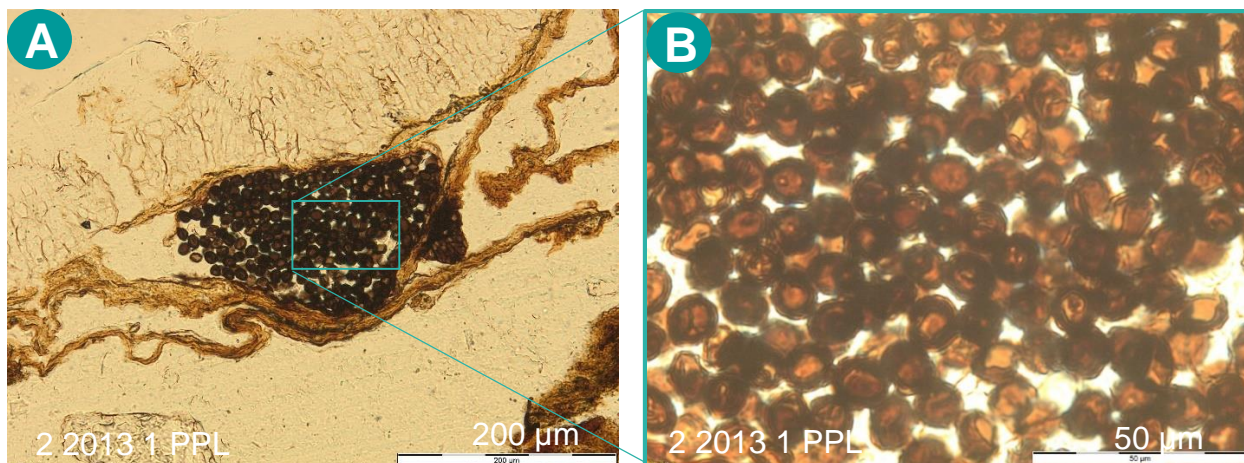


Figura 25. Esporas lisas cafés. A: corro 2, zona “2013”, repetición 1, PPL. B: corro 2, zona “2013”, repetición 1, PPL.

e) Esporas cuadradas cafés

Son estructuras unicelulares ornamentadas, con el exterior rugoso, de coloración café oscuro, presentan una pared gruesa, con una tonalidad más oscura que la parte central, la forma varía entre semicuada y semirectangular, el tamaño es de 15 x 25 µm aproximadamente. Se encuentran en grupos de más de 15 unidades, cerca del material vegetal en descomposición, o bien en espacios entre los agregados, o el material orgánico amorfo del horizonte A1, a más de 2 cm de profundidad. Algunas se observan sueltas y unas pocas fragmentadas, sin embargo, otras se encuentran contenidas de una estructura de origen orgánico de forma redondeada (Figura 26). Se observan únicamente en las láminas, 3 “Centro” 1, 3 2013 1 y 2 2019 1 (3 grupos, 2 grupos y 1 grupo, respectivamente), es decir, únicamente en las zonas dentro de los corros.

No se encuentra reporte de esporas cuadradas en la literatura, pero al observarlas en un aumento mayor, se evidencia cierta similitud con las esporas rugosas café. La clave propuesta por Paz et al. (2017), presenta estructuras con bordes semi angulosos y del mismo tamaño que la anteriormente mencionadas, por lo que se estima que estas estructuras pertenezcan también al filo: *Ascomicetes*, clase: *Eurotiomycetes*, orden: *Eurotiales*.

La abundancia relativa de las esporas de este orden no parece guardar ninguna relación con las zonas de aparición de los corros.

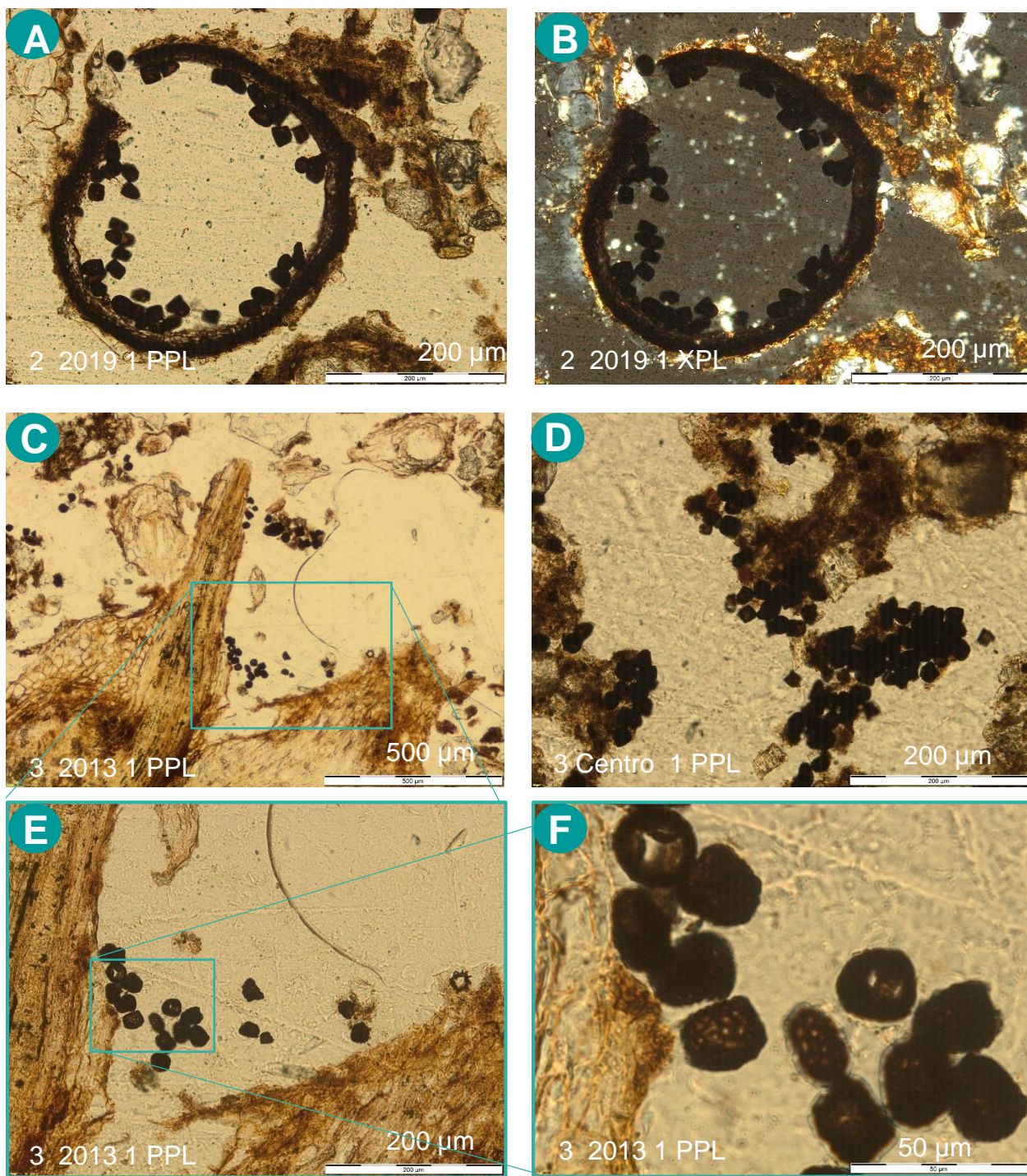


Figura 26. Esporas cuadradas cafés. A: corro 2, zona “2019”, repetición 1, PPL. B: corro 2, zona “2019”, repetición 1, XPL. C: corro 3, zona “2013”, repetición 1, PPL. D: corro 3, “Centro”, repetición 1, PPL. E: corro 3, zona “2013”, repetición 1, PPL. F: corro 3, zona “2013”, repetición 1, PPL.

f) Esclerocios grandes

Tiene forma redondeada, la corteza se reconoce fácilmente ya que es de coloración más intensa que el centro; contiene numerosas células en la parte interior. Consiste en un micelio duro, denso y compacto que varía en forma y tiene una cubierta de color oscuro. El tamaño es variable de unas pocas celdas a muchas, su diámetro es de 125 – 150 μm . Son estructuras persistentes, vegetativas y de reposo de ciertos hongos *Basidiomicetes* y *Ascomicetes*. Se encuentran solos y se ubican en el material fino, entre los agregados del horizonte A1 a 2,5 cm de profundidad o más, no se observan en el horizonte Oi ni en el Oe/a (Figura 27 y Figura 28). Se presentan en todas las zonas de los corros y en casi todas las repeticiones, entre 1 y 5 unidades por lámina. La abundancia relativa de estas esporas no guarda ninguna relación con las zonas de aparición de los corros, ya que se presentan en todas las zonas, sin ningún patrón atribuible.

Estas estructuras por su misma forma no son diagnósticas, porque tanto *Ascomicetes* como *Basidiomicetes* las producen. Smith *et al.* (2015) indica una series de géneros de hongos que desarrollan estas estructuras, sin embargo, según el estudio de Marí (2017), varios de dichos géneros se presentan en La Bertolina por lo que se dificulta asociarlos a un género específico, e incluso a un filo.

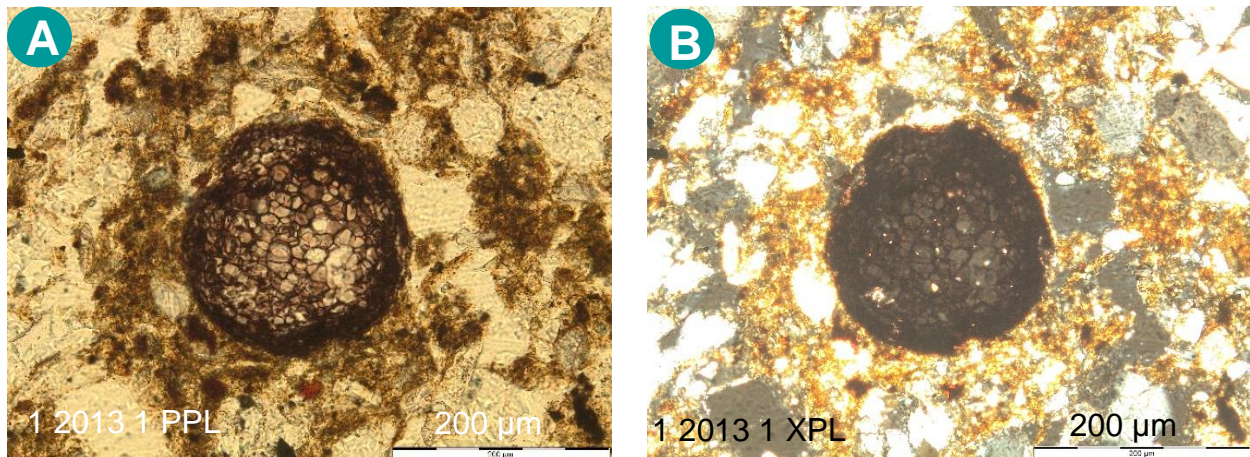


Figura 27. Esclerocios grandes. A: corro 1, zona “2013”, repetición 1, PPL. B: corro 1, zona “2013”, repetición 1, XPL.

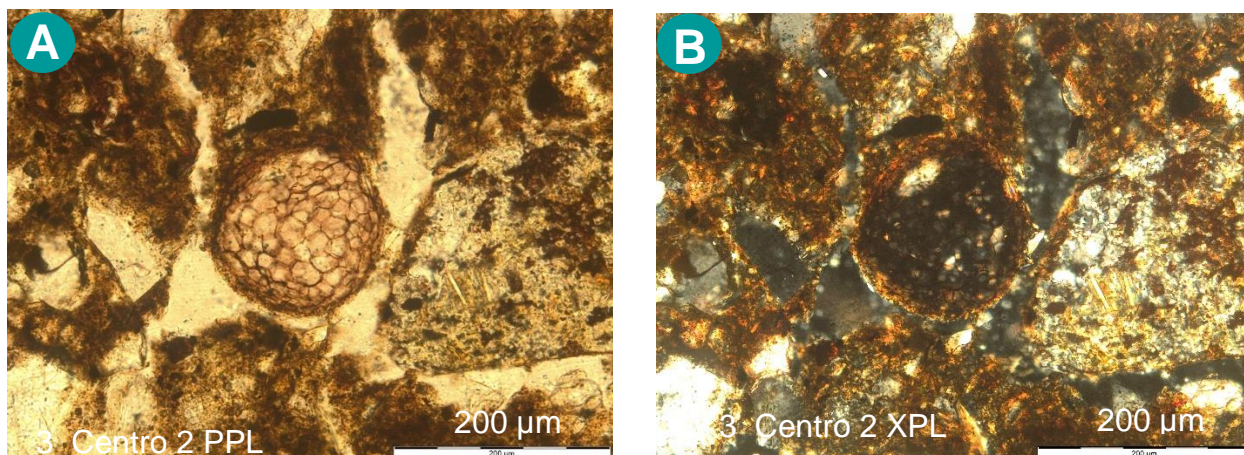


Figura 28. Esclerocios grandes. A: corro 3, “Centro”, repetición 2, PPL. B: corro 3, “Centro”, repetición 2, XPL.

g) Esclerocios pequeños

Tienen forma redondeada, contienen numerosas células en la parte interior. Consisten en un micelio duro, denso y compacto que varía en forma y tiene una cubierta de color oscuro. El tamaño es variable de unas pocas celdas a muchas, siendo su diámetro de 25 – 75 µm. Son estructuras persistentes, vegetativas y de reposo de ciertos hongos. Se encuentran en grupos y se ubican sobre restos de material vegetal en el horizonte A1 a 2 cm de profundidad o mayor, no se observan el horizonte Oi ni en el Oe/a. Se suelen presentar en grupos abundantes de más de 20 unidades (Figura 29 y Figura 30). En donde más se presentan es en el corro 2, siendo la zona de aparición 2013 la que más grupos tiene (9 grupos y 6 individuales), en ese mismo corro las zonas “Centro” y “2019” contienen 4 unidades en cada una y la zona “Fuera” 2 grupos grandes (> 20 unidades en cada repetición). En el corro 1 se presentan en la zona “2019” y “Centro”. En el corro 3 se presentan en mayor cantidad en zona Fuera, seguido de la zona “2013” y la zona “2019”. La abundancia relativa de estas esporas no guarda ninguna relación con las zonas de aparición de los corros, ya que se presentan en todas las zonas, sin ningún patrón atribuible.

Al igual que los esclerocios grandes, estas estructuras no se consideran diagnósticas, por lo que debido a que pueden presentarse tanto en hongos del filo *Ascomycetes* como *Basidiomycetes*, no se propone ninguna clasificación tentativa para estas estructuras (Smith *et al.* 2015).

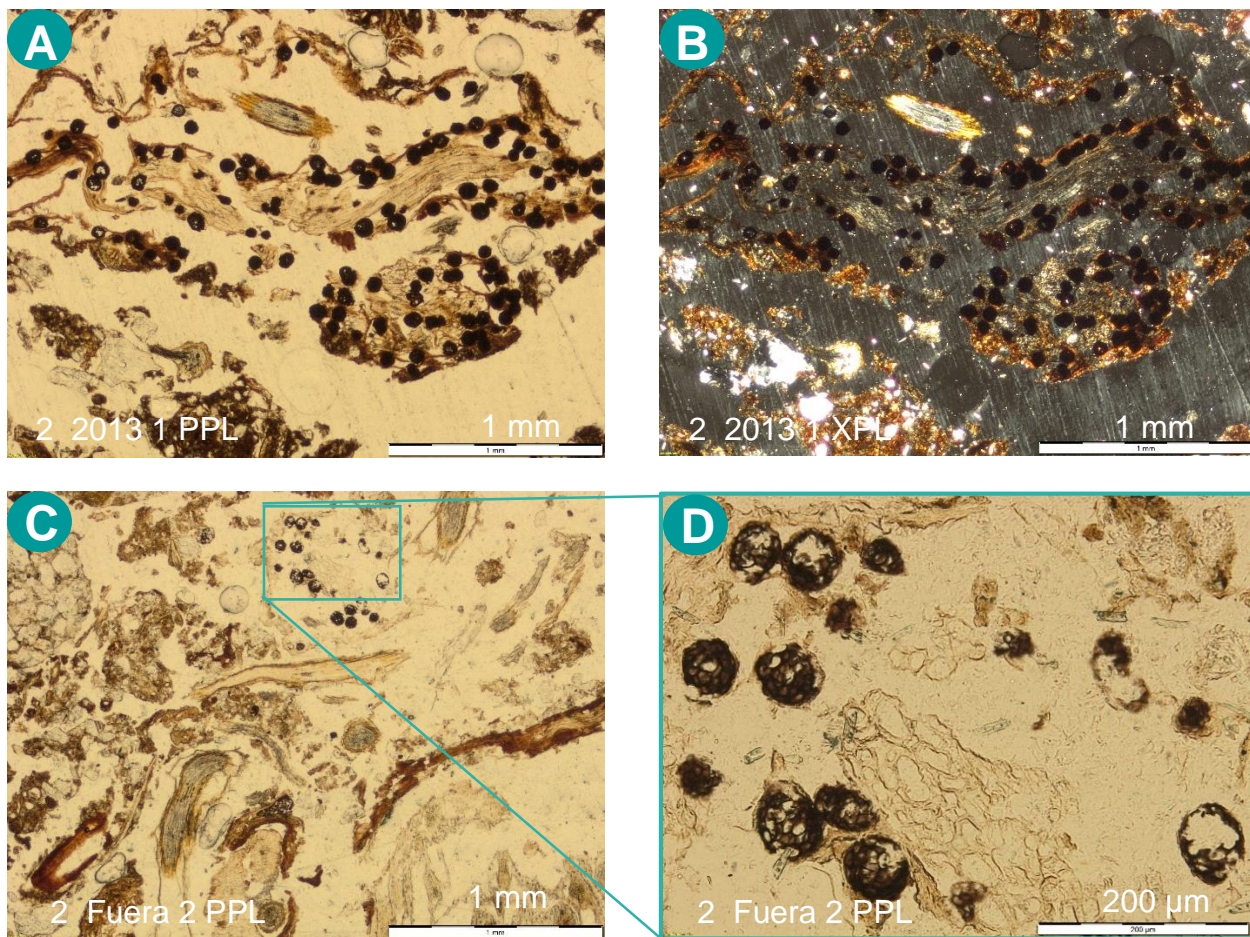


Figura 29. Esclerocios pequeños. A: corro 2, zona "2013", repetición 1, PPL. B: corro 2, zona "2013", repetición 1, XPL. C: corro 2, "Fuera", repetición 2, PPL. D: corro 2, "Fuera", repetición 2, PPL.

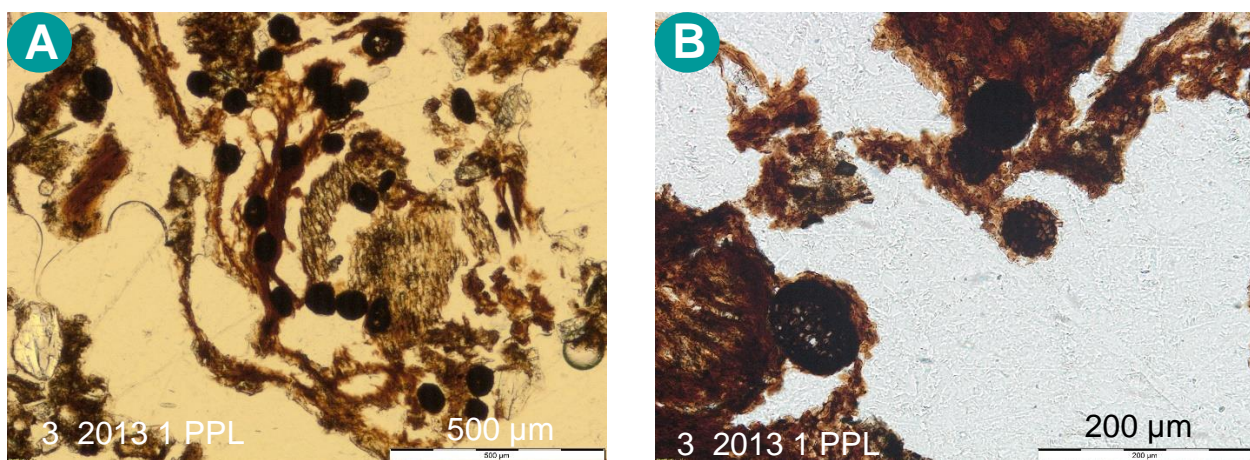


Figura 30. Esclerocios pequeños. A: corro 3, zona "2013", repetición 1, PPL. B: corro 3, zona "2013", repetición 1, PPL.

h) Peritecios

Tienen forma esférica o globosa, la corteza es de coloración oscura y más intensa que el centro, su diámetro es de 130 – 170 μm . Son una forma de ascocarpo de los *Ascomycetes*, que surgen de filamentos vegetativos después de que se ha iniciado la reproducción sexual. Si bien los peritecios recuerdan mucho por su forma a los cleistotecios, se distinguen porque los peritecios presentan una organización de las ascas específica, las cuales se observan ordenadas y en una misma dirección, tal como sucede en estas estructuras. Las ascas se disponen perpendicularmente a la pared y entre ellas se intercalan unos filamentos estériles llamados paráfisis. Al llegar a la madurez, las ascas salen al exterior a través de un poro u ostiolo apical. En estos no se observa dicho punto de salida, pero puede porque al principio del desarrollo estos son redondeados, o bien puede ser debido al corte de la lámina (Figura 31). Sólo se observaron en la lámina 1 Centro 2, en restos de tejido vegetal del horizonte A1 a 2,5 cm de profundidad. Estas estructuras taxonómicamente pertenecen al filo: *Ascomycetes*, clase: *Dothideomycetes* orden: *Pleosporales* (Guarro *et al.*, 1999; Watanabe, 2010; Zhang *et al.*, 2012).

Al sólo aparecer en una lámina en la zona “Centro” del corro 1, que a su vez presenta menos abundancia de estructuras con respecto a los otros, no se puede considerar suficiente para determinar que esta estructura esté relacionado a las zonas de aparición de los corros.

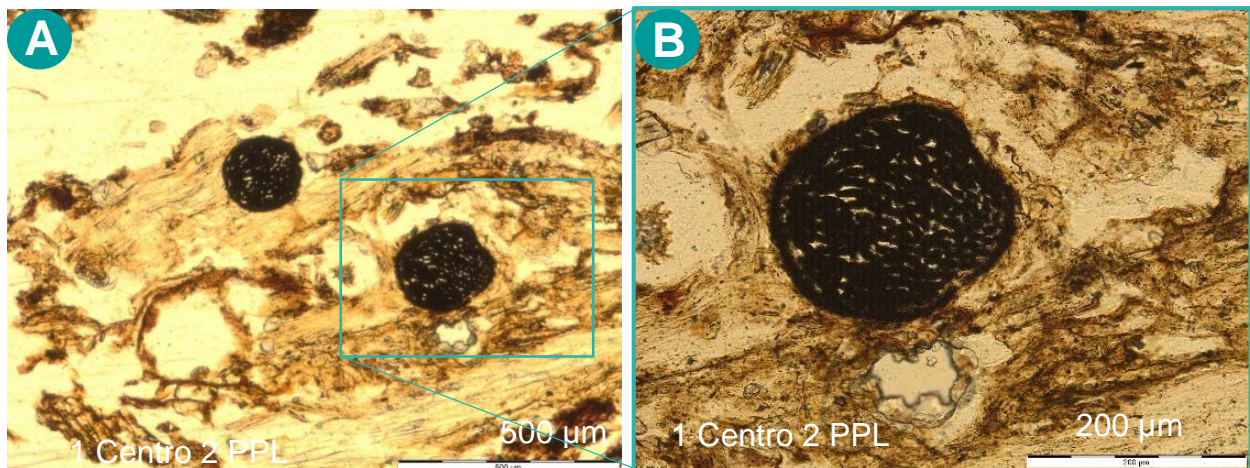


Figura 31. Peritecios A: corro 1, “Centro”, repetición 2, PPL. B: corro 1, “Centro”, repetición 2, PPL.

i) Hifas

Son una red de filamentos cilíndricos que conforman la estructura del cuerpo de los hongos pluricelulares. Están constituidas por una fila de células alargadas y tubulares, envueltas por una pared celular compuesta de quitina. El tamaño a lo largo es variable, pero el ancho no superaba las 10 μm y presentaban ascas septadas (Figura 32). Se encontraron en las láminas 2 2013 1, 2 2019 2 y 2 Fuera 2.

Al sólo aparecer en tres repeticiones de un mismo corro, tanto fuera como dentro del mismo, se puede suponer que estas estructuras no estén relacionada con las zonas de aparición de corros. Se presume que al haber tomado las muestras antes de la aparición de los corros y las lluvias de primavera, aún no se habrían desarrollado mayor cantidad de hifas y por ende sólo se encontraran en tres del total de las láminas analizadas.

Parece razonable realizar la toma de muestras en el momento de aparición de los corros ya que habrá más humedad en el suelo y se pueden haber desarrollado con mayor desarrollo las hifas.

Lo que sí es claro es que estas hifas no corresponden a hongos basidiomicetos ya que estos presentan una estructura en forma de botella, llamada basidio, la cual contiene basidiosporas (esporas sexuales), tienen presencia de quitina en las paredes celulares y les aparecen unas estructuras llamadas fíbulas, muy parecidas a los uncínulos de los *Ascomycetes*.

Las estructuras observadas en las láminas corresponden a hifas de *Ascomycetes*, porque tienen el micelio tabicado y con producción de ascosporas endógenas. Estas hifas corresponden taxonómicamente al filo: *Ascomycetes*, clase: *Dothideomycetes*, orden: *Pleosporales* (Guarro *et al.*, 1999; Watanabe, 2010; Zhang *et al.*, 2012).

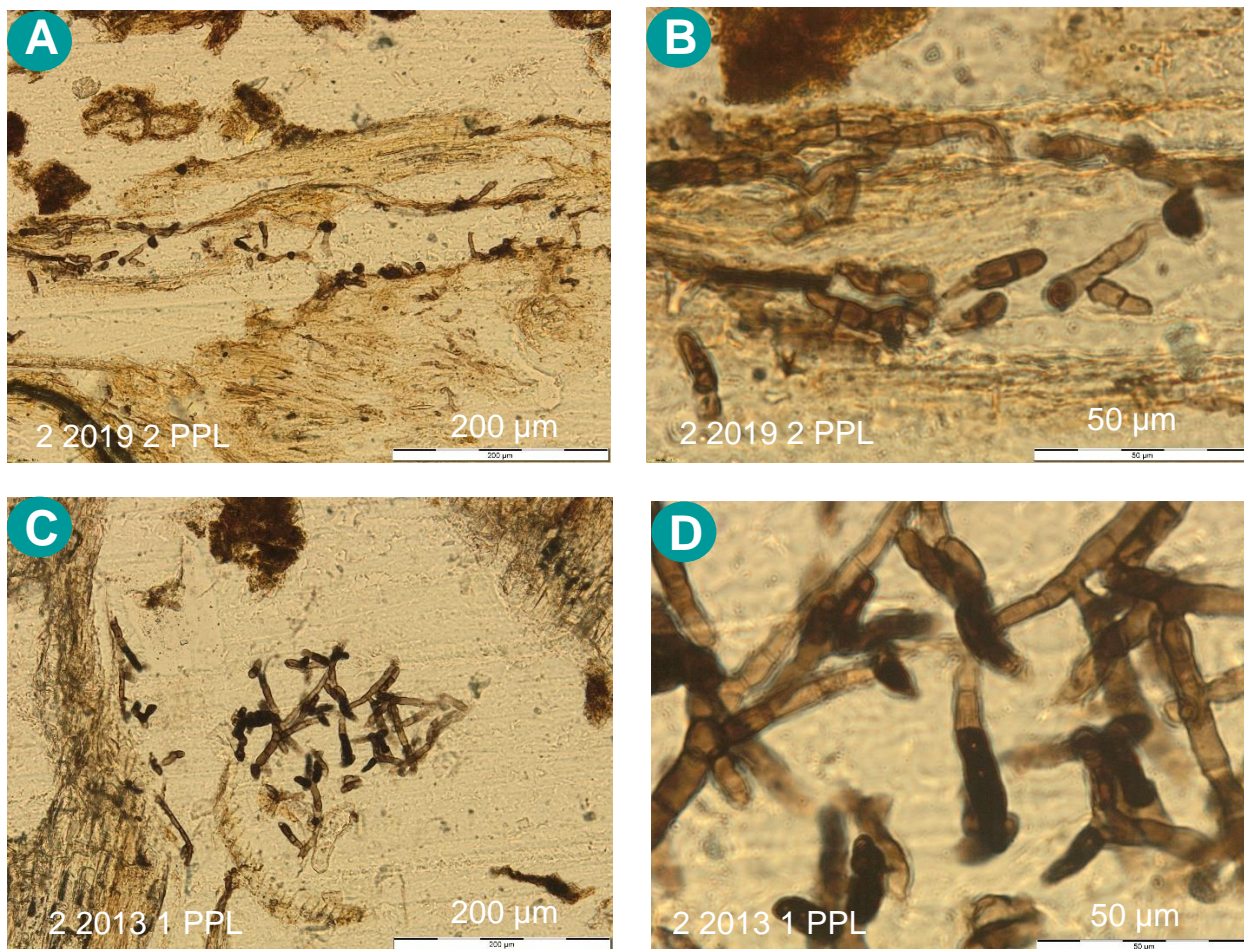


Figura 32. Hifas de hongos *Ascomycetes*. A: corro 2, zona “2019”, repetición 2, PPL. B: corro 2, zona “2019”, repetición 2, PPL. C: corro 2, zona “2013”, repetición 1, PPL. D: corro 2, zona “2013”, repetición 1, PPL.

3.2.3. Edaforrasgos

Stoops, (2015) los define como “unidades discretas de contextura presentes en los materiales del suelo, reconocibles a partir del material adyacente por una diferencia en la concentración de uno o más componentes o por una diferencia de contextura externa. Algunos son totalmente diferentes a la masa basal, mientras que otros parecen ser una transformación de misma”.

a) Excrementos

Por definición son restos orgánicos debidos a la actividad faunística (Bullock *et al.* 1985; Stoops, 2015). Su tamaño, forma, ubicación y grado de descomposición es variable y depende de los organismos que los generen. La coloración generalmente es café y varía de tonos claros a oscuros. Se consideran grandes los que miden más de

150 μm – 1 mm y pequeños si miden menos de 150 – 200 μm (Zaiets y Poch, 2016; Zaiets y Poch, 2018).

Los excrementos de mayor tamaño se encuentran principalmente en el horizonte Oe/a, aunque también en los primeros centímetros del horizonte A1. Son de formas redondeadas a ovaladas, con el borde rugoso, de coloración café (tonos claros y oscuros), y con un contenido de granos minerales variable. Principalmente se observan agrupados, aunque a mayor tamaño también aumenta la separación (Figura 33). En promedio el tamaño es de 40 – 100 μm . Su presencia es escasa en la mayoría de las láminas e incluso en algunas no se observan; en los corros 1 y 3 el contenido de estos excrementos es ligeramente mayor en las zonas “2013” y “2019”, mientras que en el corro 2 es más abundantes en las zonas “2013” y “Fuera”.

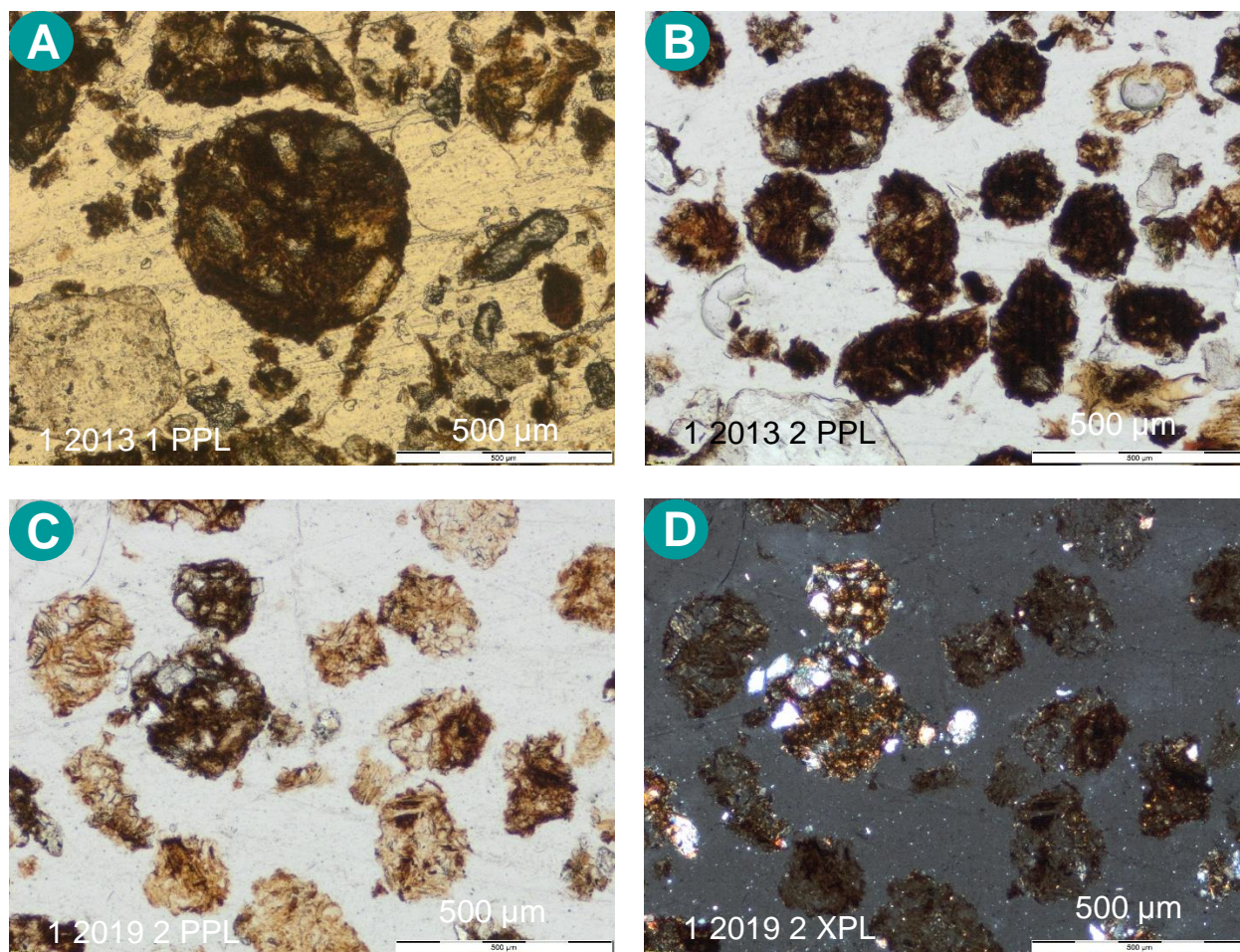


Figura 33. Excrementos grandes. A: corro 1, zona “2013”, repetición 1, PPL. B: corro 1, zona “2013”, repetición 2, PPL. C: corro 1, zona “2019”, repetición 2, PPL. D: corro 1, zona “2019”, repetición 2, XPL.

Estos excrementos pueden corresponder a diferentes especies de larvas de dípteros, isópodos, diplópodos, artrópodos, entre otros, ya que si bien estos grupos de animales taxonómicamente son muy diferentes, pueden producir excrementos muy similares, porque la apariencia de los excrementos depende en gran medida de la composición de los alimentos (Giesecking,1975). Además, los excrementos a menudo se destruyen parcial o totalmente después de la deposición, por lo que es normal que tiendan a parecerse en sus formas degradadas.

Los excrementos de menor tamaño se encuentran tanto en el horizonte Oe/a como en todo horizonte A1, la coloración varía de café claro a café oscuro y no presentan ningún patrón de deposición. Así mismo, aparecen tanto dentro como fuera de todos los corros, pero son más comunes en las zonas de aparición “2013” y “2019”. Pueden estar asociados a excrementos de ácaros y de enquitreidos.

Se consideran excrementos de ácaros las deposiciones con forma ovoide (a redondeada), con el exterior liso, ubicadas dentro o alrededor de restos de tejido vegetal, de tamaños variables entre 40 – 150 μm y de coloración café oscuro. La abundancia relativa es común y se encuentran en muchas de las láminas (Figura 34 y Figura 35).

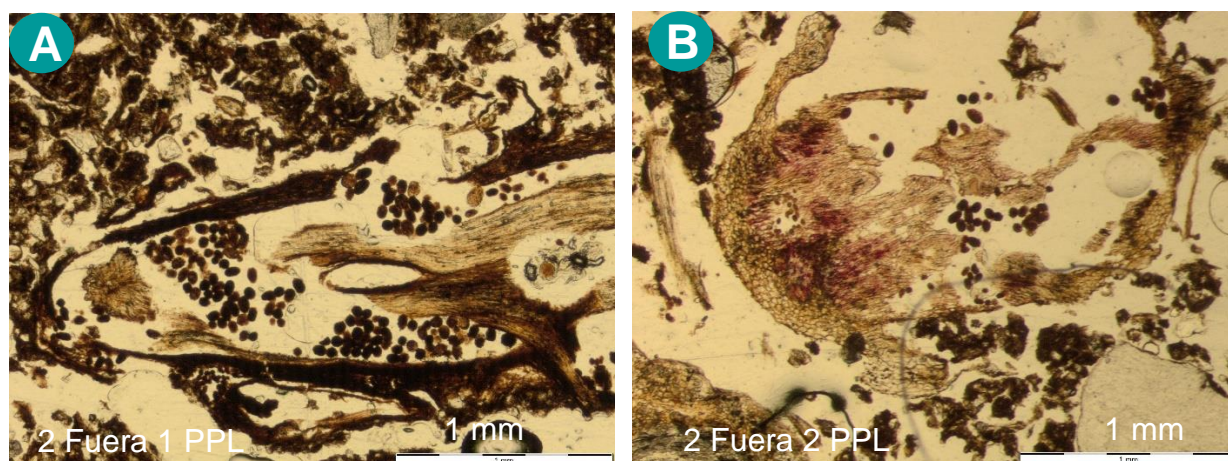


Figura 34. Excrementos de ácaros. A: corro 2, “Fuera”, repetición 1, PPL. B: corro 2, “Fuera”, repetición 2, PPL.

Según Giesecking (1975), los excrementos en forma de huevo en láminas delgadas corresponden a ácaros oribátidos, tienen un tamaño entre 30 y 150 μm de largo, no contienen partículas minerales y a menudo se encuentran dentro de las cavidades de alimentación, donde se forman grupos y se da el crecimiento progresivo, por lo que es

común encontrar grupos de excrementos de diferentes tamaños en el mismo microhábitat. Todo lo anterior coincide con los restos encontrados.

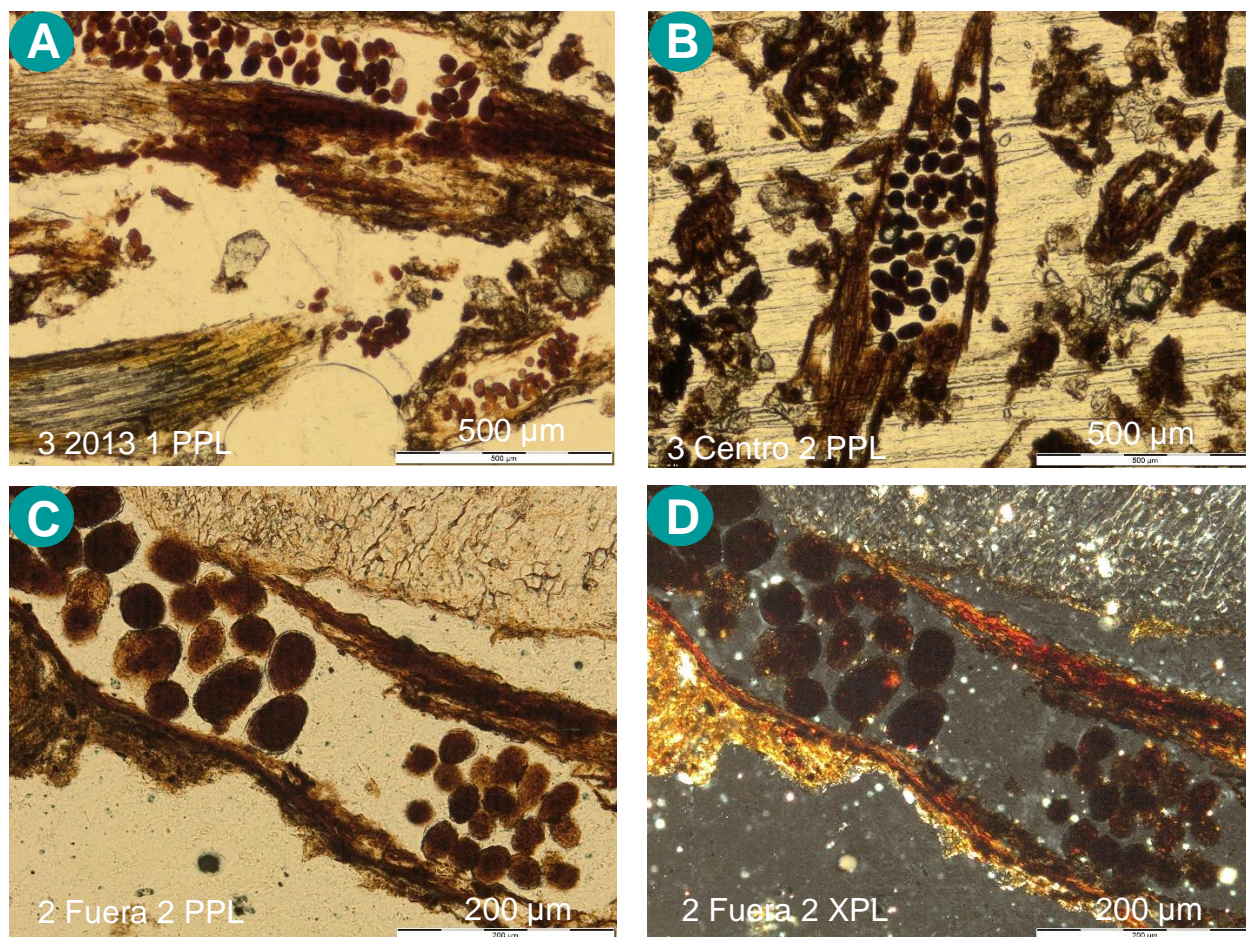


Figura 35. Excrementos de ácaros. A: corro 3, zona “2013”, repetición 1, PPL. B: corro 3, “Centro”, repetición 2, PPL. C: corro 2, “Fuera”, repetición 2, PPL. D: corro 2, “Fuera”, repetición 2, XPL.

Se consideran deposiciones de enquitreidos las que tienen forma más irregular (de sub-redondeada a subangular), con el exterior rugoso, de 40 – 100 µm de tamaño, ubicadas en el espacio entre los agregados, con diferentes grados de descomposición y que generalmente están relleno canales (Figura 36).

Se encuentran en todas las láminas delgadas de manera abundante. No se observa un patrón de variabilidad del contenido de excrementos en función de las zonas de aparición de los corros.

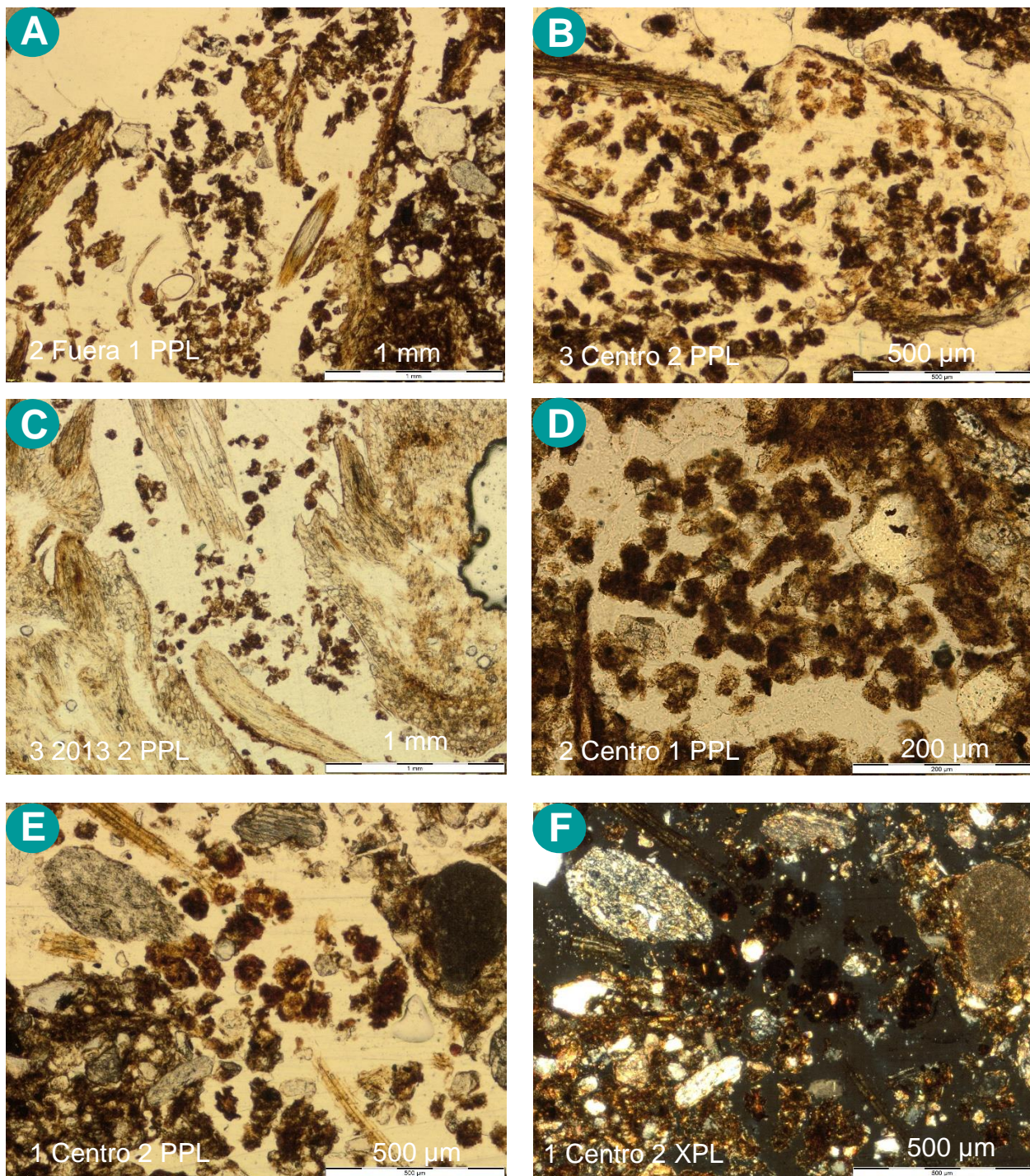


Figura 36. Excrementos de enquitreidos. A: corro 2, "Fuera", repetición 1, PPL. B: corro 3, "Centro", repetición 2, PPL. C: corro 2, zona "2013", repetición 2, PPL. D: corro 2, "Centro", repetición 1, PPL. E: corro 1, "Centro", repetición 2, PPL. F: corro 1, "Centro", repetición 2, XPL.

Los enquitreidos son descomponedores secundarios, que producen excrementos de forma granular y tienen un tamaño de 40 a 100 μ m aproximadamente (la mayoría de ellos de 60 μ m). Estos anélidos a menudo siguen los canales de raíces finas muertas y

dejan sus excrementos allí, o bien, se comen los excrementos de las lombrices de tierra, creando canales que luego llenan con sus propios excrementos (Giesecking, 1975).

b) Rellenos

Corresponden a canales y/o fisuras que han sido rellenados con excrementos como resultado de la actividad biológica y también del transporte de algunos fragmentos de partes superiores del perfil. El tamaño es variable tanto en largo como en ancho y se presentan principalmente 2 tipos, rellenos sueltos continuos y rellenos sueltos discontinuos (Stoops, 2015).

Se observaron en todas las láminas. El principal relleno corresponde a excrementos de enquitreidos en diferentes grados de descomposición, restos vegetales y material orgánico amorfo fino (Figura 37).

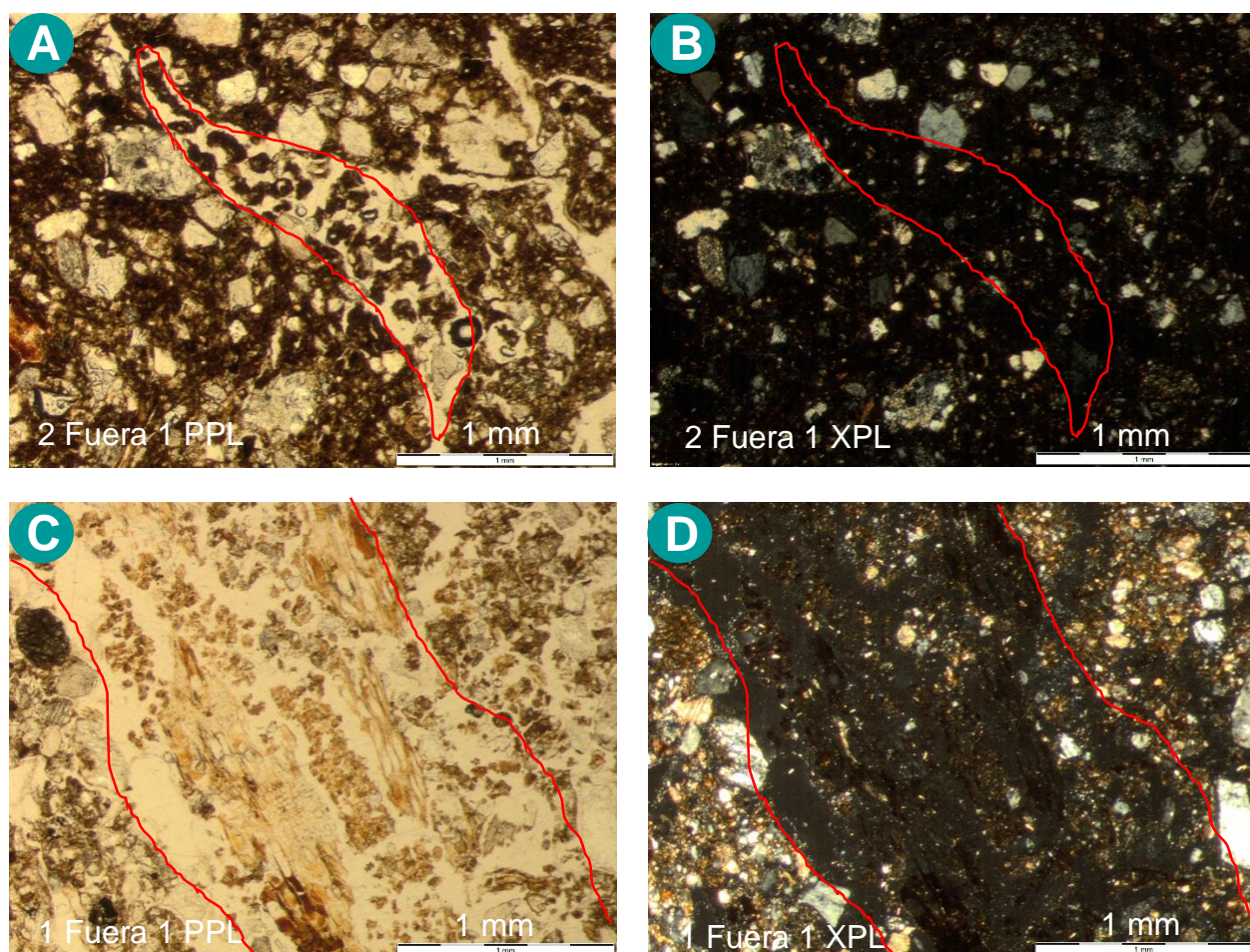


Figura 37. Fisuras y canales rellenos de excrementos. A: corro 2, “Fuera”, repetición 1, PPL. B: corro 2, “Fuera”, repetición 1, XPL. C: corro 1, “Fuera”, repetición 1, PPL. D: corro 1, “Fuera”, repetición 1, XPL

c) Nódulos

Los nódulos son rasgos edáficos más o menos equidimensionales que no están relacionados con superficies naturales o huecos y que no están formados por cristales individuales o intercrecimiento de cristales (Stoops *et al.*, 2018; Stoops, 2015). Tienen forma redondeada y el tamaño del diámetro es de 0,50 a 0,80 mm. Se observaron únicamente en tres de las láminas estudiadas, corresponden a nódulos de tipo impregnativos y anórticos de óxidos de hierro; reciben este nombre porque no se forman in situ, ya sea porque provienen del material parental o bien porque pueden haber sido transportados, (Figura 38).

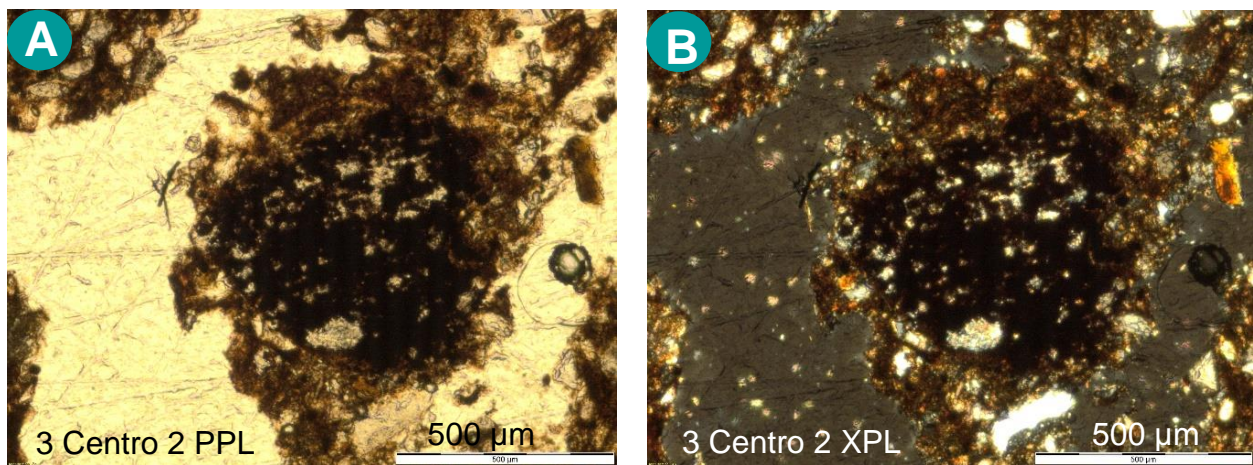


Figura 38. Nódulo impregnativo y anórtico de óxidos de hierro. A: corro 2, “Centro”, repetición 2, PPL. B: corro 3, “Centro”, repetición 2, XPL.

Los nódulos de óxidos de hierro se pueden encontrar en diferentes condiciones, por ejemplo en suelos que pasan o han pasado durante varias semanas bajo condiciones de saturación de agua (Nicosia y Stoops, 2017); la forma de los límites (difusos o lisos y abruptos) permite inferir el posible origen de formación de los mismos. En este caso al tratarse de un nódulo anórticos con límites abruptos y masa basal diferente a los agregados del suelo, se interpreta como heredado del material parental (Stoops, 2015).

3.2.4. Otros rasgos encontrados

a) Bioesferoides

Son biomineralizaciones compuestas de gránulos de carbonato de calcio radialmente cristalizado que se atribuyen a la actividad de las lombrices de tierra (Nicosia y Stoops,

2017); derivan de las glándulas calcíferas (una característica bien conocida de la mayoría de los géneros de lombrices de tierra) y se producen en grandes cantidades a diario. Su forma es redondeada y su diámetro de 0,50 – 1 mm. Sólo se encontraron en el corro 1, en las cuatro zonas muestreadas, en cinco de las ocho láminas de dicho corro, una unidad por lámina (Figura 39).

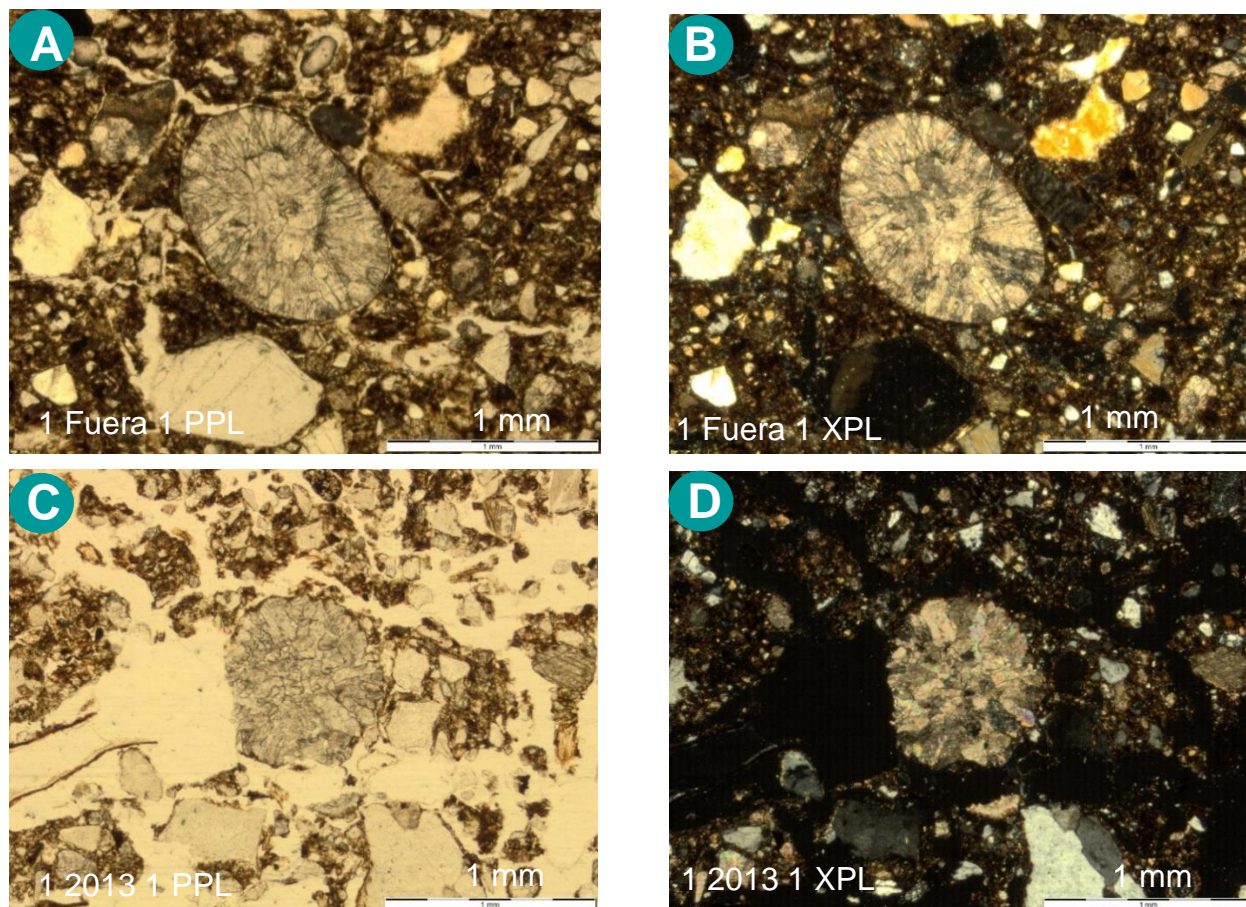


Figura 39. Bioesferoides. A: corro 1, “Fuera”, repetición 1, PPL. B: corro 1, “Fuera”, repetición 1, XPL. C: corro 1, zona “2013”, repetición 1, PPL. D: corro 1, zona “2013”, repetición 1, XPL

b) Carbón

Se encontraron fragmentos de tamaño menor a 100 μm - 1 mm o mayor, las formas también fueron variables. Se presentaron en todas las láminas, sin ningún patrón de distribución asociable a los corros (Figura 40).

Según Kooistra (2015) los fragmentos de carbón son resultado de fuegos con origen natural o provocado por el ser humano, donde los restos vegetales se pueden quemar a distintos grados ya sea carbonizándose o generando cenizas blancas. En este caso se

puede presumir que estén debidos al cambio de uso del suelo, el cual fue hasta 1998 se cultivaba anualmente y posteriormente fue quemado el rastrojo para establecer la pastura y establecer un uso de pastoreo estacional.

Basados en las indicaciones de Nicosia y Stoops, (2017), al observar los trozos grandes de carbón es posible distinguir estructuras celulares y clasificar los fragmentos. En el caso de los fragmentos encontrados en las láminas, las estructuras diferenciadas corresponden principalmente a plantas herbáceas.

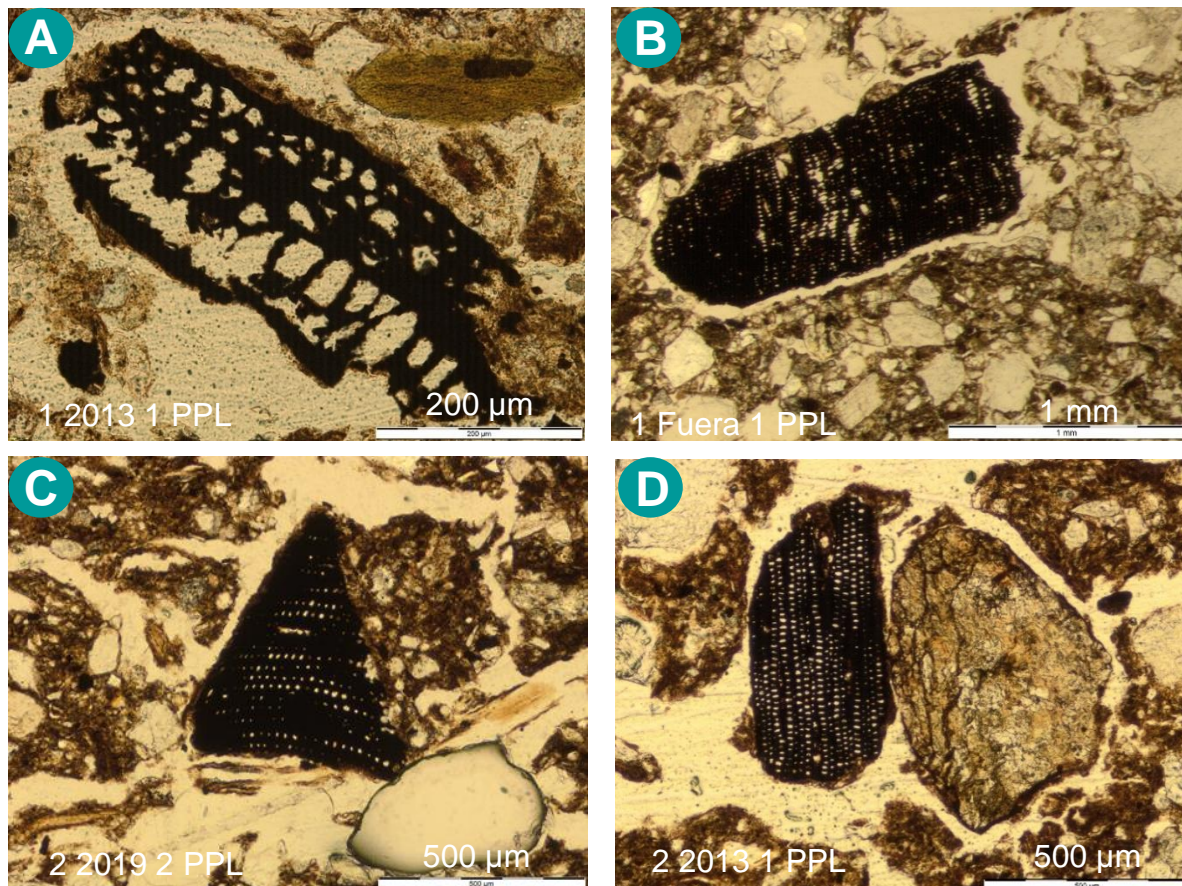


Figura 40. Fragmentos de carbón. A: corro 1, zona “2013”, repetición 1, PPL. B: corro 1, “Fuera”, repetición 1, PPL. C: corro 2, zona “2019”, repetición 2, PPL. D: corro 2, zona “2013”, repetición 1, PPL

c) Restos vegetales

Al muestrear los primeros centímetros del suelo incluyendo parte del pasto es común encontrar restos vegetales en diferentes grados de descomposición, en este caso predominaron los restos de plantas herbáceas ya que el uso actual de la zona es para pastoreo estacional.

Las estructuras se pueden diferenciar observando la disposición de los haces vasculares tanto en tallos como en hojas. Por ejemplo, en los tallos las plantas herbáceas tienen los haces vasculares dispuestos radialmente, mientras que las plantas leñosas, presentan anillos de crecimiento. Con respecto a las hojas, las plantas herbáceas presentan los haces paralelos a la nervadura y en leñosas se observa una especie de ramificación con las nervaduras secundarias (Figura 41 y Figura 42).

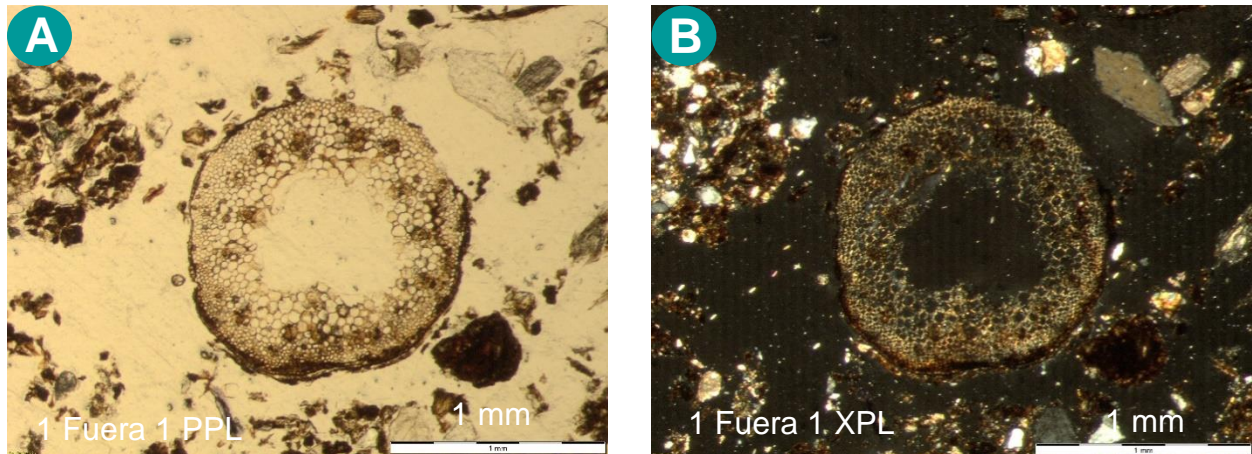


Figura 41. Tallo de una planta herbácea, haces vasculares en la periferia de la estructura, en disposición radial. A: corro 1, “Fuera”, repetición 1, PPL. B: corro 1, “Fuera”, repetición 1, XPL.

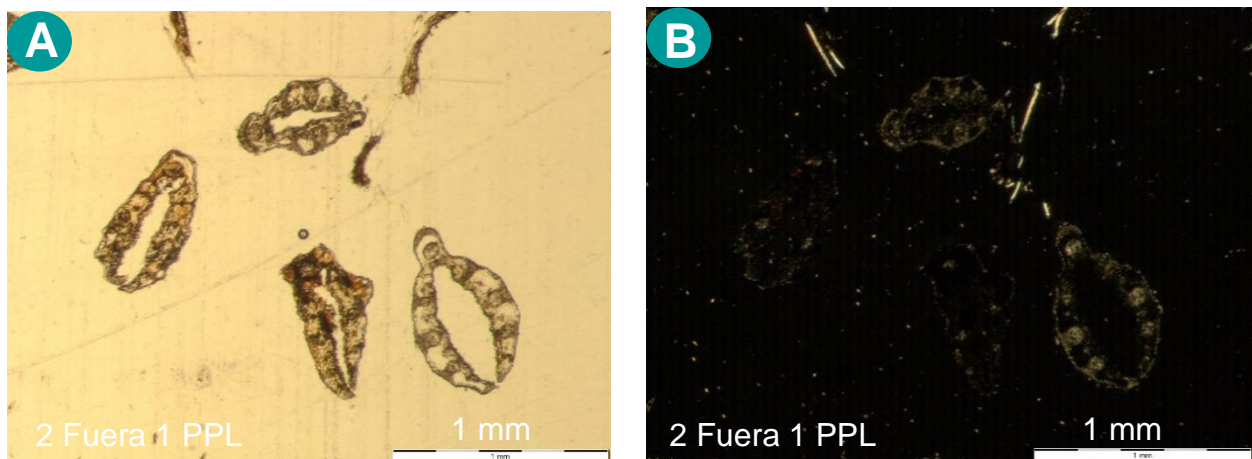


Figura 42. Hojas de pastos herbáceos, haces vasculares paralelos a la nervadura central. A: corro 2, “Fuera”, repetición 1, PPL. B: corro 2, “Fuera”, repetición 1, XPL.

3.3. Abundancia relativa de estructuras y relación con los corros de brujas.

Los Cuadros 2, 3 y 4 detallan los resultados del análisis micromorfológico de los tres corros analizados. Las estructuras fúngicas se clasificaron en función de su abundancia

relativa, resultando las siguientes seis clases: ausentes, escasas, comunes, frecuentes, abundantes y muy abundantes.

Cuadro 2. Principales características micromorfológicas del corro 1 y sus abundancias relativas.

Lámina	Microestructura	Porosidad	Estructuras fúngicas	Edaforrasgos
1 Centro 1 *	Migajosa y laminar, levemente separados y bloques subangulares, moderadamente separados	40%: poros de empaquetamiento compuesto (20%), canales (12%), fisuras (8%)	Escasas (2 esclerocios grandes, 1 grupo de esporas anaranjadas y 7 individuales)	Rellenos (<2%) excrementos 2% (enquitreidos y mesofauna).
1 centro 2	Migajosa y laminar, levemente separados y bloques subangulares, moderadamente separados	40%: poros de empaquetamiento compuesto (20 %), canales (13%), fisuras (7 %)	Comunes (2 esclerocios grandes, 2 peritecios, 3 esporas anaranjadas individuales, 2 esclerocios pequeños y 3 grupos de esporas rugosas cafés)	Rellenos (<2%) excrementos (2%) (enquitreidos, ácaros y mesofauna).
1 2013 1 *	Migajosa, moderadamente separados y bloques subangulares, moderadamente separados	40%: poros de empaquetamiento compuesto (20%), canales (19%), fisuras (1%)	Comunes (1 esclerocio grande y 2 grupos de esporas anaranjadas y 13 individuales)	Rellenos (3%) excrementos (>4%) (mesofauna, enquitreidos y ácaros)
1 2013 2	Migajosa, moderadamente separados y bloques subangulares, moderadamente separados	40%: poros de empaquetamiento compuesto (20%), canales (18%), fisuras (2%)	Comunes (1 esclerocio grande, 2 grupos de esporas anaranjadas y 9 individuales, 2 grupos de esporas lisas cafés y 1 espора rugosa café)	Rellenos (3%), 1 nódulo anórtico de óxidos de hierro y excrementos (4%) (mesofauna, enquitreidos y ácaros)
1 2019 1 *	Migajosa, moderadamente separados y bloques subangulares, levemente separados	40%: poros de empaquetamiento compuesto (23%), canales (14%), fisuras (3%)	Frecuentes (4 esclerocios grandes, 5 grupos de esporas anaranjadas y 6 individuales, 5 esclerocios pequeños, 2 grupos de esporas lisas cafés, y 1 grupo de esporas rugosas cafés y 3 individuales)	Rellenos (<3%) y excrementos (3%) (mesofauna, enquitreidos y ácaros)
1 2019 2 *	Migajosa, moderadamente separados y bloques subangulares, levemente separados	40%: poros de empaquetamiento compuesto (23%), canales (14%), fisuras (3%)	Frecuentes (4 grupos de esclerocios pequeños, 18 grupos de esporas anaranjadas y 10 individuales, 1 grupo de esporas lisas cafés)	Rellenos (<3%) y excrementos (3%) (enquitreidos, mesofauna y ácaros)
1 Fuera 1 *	Migajosa y laminar, levemente separados y bloques subangulares, moderadamente separados	40%: poros de empaquetamiento compuesto (20%), canales (15%), fisuras (5%)	Escasas (3 esclerocios grandes, 7 esporas anaranjadas y 3 grupos de esporas rugosas cafés)	Rellenos (<2%), 1 nódulo anórtico de óxidos de hierro y excrementos (3%) (enquitreidos y mesofauna)
1 Fuera 2				

* Presencia de Bioesferiodes.

Cuadro 3. Principales características micromorfológicas del corro 2 y sus abundancias relativas.

Lámina	Microestructura	Porosidad	Estructuras fúngicas	Edaforrasgos
2 Centro 1	Migajosa, moderadamente separados y bloques subangulares, moderadamente separados	45%: poros de empaquetamiento compuesto (18%), canales (22%), fisuras (5%)	Frecuentes (1 esclerocios grandes, 4 grupos de esporas anaranjadas y 3 individuales, 3 grupos de esporas lisas cafés y 2 grupos de esporas rugosas cafés)	Rellenos (<2%) y excrementos (<2%) (enquitreidos y mesofauna)
2 Centro 2	Migajosa, moderadamente separados y bloques subangulares, moderadamente separados	45%: poros de empaquetamiento compuesto (18%), canales (22%), fisuras (5%)	Frecuentes (2 esclerocios grandes, 11 grupos de esporas anaranjadas y 4 individuales, 3 grupos de esporas lisas cafés y 4 esclerocios pequeños)	Rellenos (<2%) y excrementos (3%) (enquitreidos, mesofauna y ácaros)
2 2013 1	Migajosa y laminar, levemente separados y bloques subangulares, moderadamente separados	45%: poros de empaquetamiento compuesto (18%), canales (17%), fisuras (10%)	Abundantes (4 esclerocios grandes, 1 grupo grande de esporas anaranjadas, 2 pequeños y 9 individuales, 11 grupos de esporas lisas cafés, 9 grupos de esclerocios pequeños y 6 individuales y 2 grupos de hifas)	Rellenos (<2%) y excrementos (3%) (enquitreidos, mesofauna y ácaros)
2 2013 2	Migajosa y laminar, levemente separados y bloques subangulares, moderadamente separados	45%: poros de empaquetamiento compuesto (20 %), canales (17 %), fisuras (8 %)	Frecuentes (4 esclerocios grandes, 2 grupos de esporas anaranjadas y 6 individuales, 1 grupo de esporas lisas cafés, 1 grupo esporas rugosas cafés y 10 grupos de esclerocios pequeños y 7 individuales)	Rellenos (<2%) y excrementos (2%) (enquitreidos y mesofauna)
2 2019 1	Migajosa y laminar, moderadamente separados y bloques subangulares, moderadamente separados	45 %: poros de empaquetamiento compuesto (20%), canales (16%), fisuras (9%)	Frecuentes (5 esclerocios grandes, 5 grupos de esporas anaranjadas, 8 grupos de esporas rugosas cafés, 1 grupo de esporas cuadradas cafés y 3 esclerocios pequeños)	Rellenos (<2%) y excrementos (2%) (enquitreidos, mesofauna y ácaros)
2 2019 2	Migajosa y laminar, moderadamente separados y bloques subangulares, moderadamente separados	45%: poros de empaquetamiento compuesto (20%), canales (15%), fisuras (10%)	Frecuentes (1 grupo grande de esporas anaranjadas y 3 individuales, 4 grupos de esporas rugosas cafés y 4 individuales, 1 esclerocio pequeños e hifas)	Rellenos (<2%) y excrementos (3%) (enquitreidos, mesofauna y ácaros)
2 Fuera 1	Migajosa, moderadamente separados y bloques subangulares, levemente separados	45%: poros de empaquetamiento compuesto (23%), canales (18%), fisuras (4%)	Frecuentes (6 grupos pequeños de esporas anaranjadas y 15 individuales, 2 grupos de esporas rugosas cafés y 1 grupo de más de 50 esclerocios pequeños)	Rellenos (<3%) y excrementos (>3%) (enquitreidos, mesofauna y ácaros)
2 Fuera 2	Migajosa, moderadamente separados y bloques subangulares, levemente separados	45%: poros de empaquetamiento compuesto (23%), canales (17%), fisuras (5%)	Frecuentes (1 esclerocio grande, 5 grupos pequeños de esporas anaranjadas y 7 individuales, 6 grupos de esporas lisas cafés, 5 grupos de esporas rugosas cafés, 1 grupo de esclerocios pequeños y 2 individuales e hifas)	Rellenos (<2%) y excrementos (2%) (enquitreidos, mesofauna y ácaros)

Cuadro 4. Principales características micromorfológicas del corro 3 y sus abundancias relativas.

Lámina	Microestructura	Porosidad	Estructuras fúngicas	Edaforrasgos
3 Centro 1	Migajosa y laminar, moderadamente separados y bloques subangulares, moderadamente separados	45%: poros de empaquetamiento compuesto (20%), canales (15%), fisuras (10%)	Abundantes (4 esclerocios grandes, 19 grupos de esporas anaranjadas y 10 individuales, y 3 grupos de esporas cuadradas cafés)	Rellenos (<2%), nódulo anórtico de óxidos de hierro y excrementos (2%) (enquitreidos, mesofauna y ácaros)
3 Centro 2	Migajosa y laminar, moderadamente separados y bloques subangulares, moderadamente separados	45%: poros de empaquetamiento compuesto (20%), canales (15%), fisuras (10%)	Abundantes (2 esclerocios grandes y 17 grupos de esporas anaranjadas y 11 individuales)	Rellenos (<2%) y excrementos (2%) (enquitreidos, mesofauna y ácaros)
3 2013 1	Laminar, moderadamente separados y bloques subangulares, moderadamente separados	45%: poros de empaquetamiento compuesto (20%), canales (15%), fisuras (10%)	Muy abundantes (2 esclerocios grandes, 39 grupos de esporas anaranjadas y 5 individuales, 2 grupos de esclerocios pequeños y 5 individuales y 2 grupos de esporas cuadradas cafés)	Rellenos (<2%) y excrementos (2%) (enquitreidos, mesofauna y ácaros)
3 2013 2	Laminar, levemente separados y bloques subangulares, moderadamente separados	45%: poros de empaquetamiento compuesto (20%), canales (15%), fisuras (10%)	Muy abundantes (4 esclerocios, 18 grupos de esporas anaranjadas y 7 individuales, 3 grupos de esporas lisas cafés, 1 esclerocio pequeño, 1 grupo de esporas rugosas cafés y 2 grupos de esporas equinuladas)	Rellenos (<2%) y excrementos (2%) (enquitreidos y mesofauna)
3 2019 1	Migajosa, moderadamente separados y bloques subangulares, moderadamente separados	45%: poros de empaquetamiento compuesto (21%), canales (17%), fisuras (7%)	Abundantes (13 grupos de esporas anaranjadas y 11 individuales, 3 esporas rugosas cafés, 1 grupo de esporas equinuladas y 5 esclerocios pequeños)	Rellenos (<2%) y excrementos (2%) (enquitreidos, mesofauna y ácaros)
3 2019 2	Migajosa, moderadamente separados y bloques subangulares, moderadamente separados	45%: poros de empaquetamiento compuesto (23%), canales (17%), fisuras (5%)	Abundantes (3 grupos de grandes de esporas anaranjadas y 2 individuales, 4 grupos de esporas lisas cafés y 7 esclerocios pequeños)	Rellenos (<2%) y excrementos (3%) (enquitreidos, mesofauna y ácaros)
3 Fuera 1	Migajosa, moderadamente separados y bloques subangulares, moderadamente separados	45%: poros de empaquetamiento compuesto (20%), canales (15%), fisuras (10%)	Abundantes (20 grupos pequeños de esporas anaranjadas y 2 grupos de más de 50 esclerocios pequeños)	Rellenos (<2%) y excrementos (2%) (enquitreidos y mesofauna)
3 Fuera 2	Migajosa y laminar, moderadamente separados y bloques subangulares, moderadamente separados	45%: poros de empaquetamiento compuesto (20%), canales (15%), fisuras (10%)	Frecuentes (4 esclerocios grandes, 9 grupos de esporas anaranjadas, 1 grupo pequeño de esporas lisas cafés y 2 grupos de más de 12 esclerocios pequeños)	Rellenos (<2%) y excrementos (3%) (enquitreidos, ácaros y mesofauna)

El orden con respecto a la presencia de estructuras en todas las láminas, sería:
 esporas anaranjadas > esclerocios grandes > esporas rugosas cafés > esclerocios

pequeños > esporas lisas cafés > esporas cuadradas cafés > hifas > esporas equinuladas > peritecios.

Con respecto a la diferencia entre presencia de estructuras en todas las láminas y abundancia de estructuras en las láminas, el orden sería el siguiente: esporas anaranjadas > esporas lisas cafés > esclerocios pequeños > esporas rugosas cafés > esporas cuadradas cafés > esclerocios grandes > esporas equinuladas > hifas > peritecios.

La Figura 43 fue propuesta por Shantz y Piemeisel, (1917) y sirve para ejemplificar el desarrollo de corros tipo I y tipo II detallándose las diferentes zonas que los conforman.

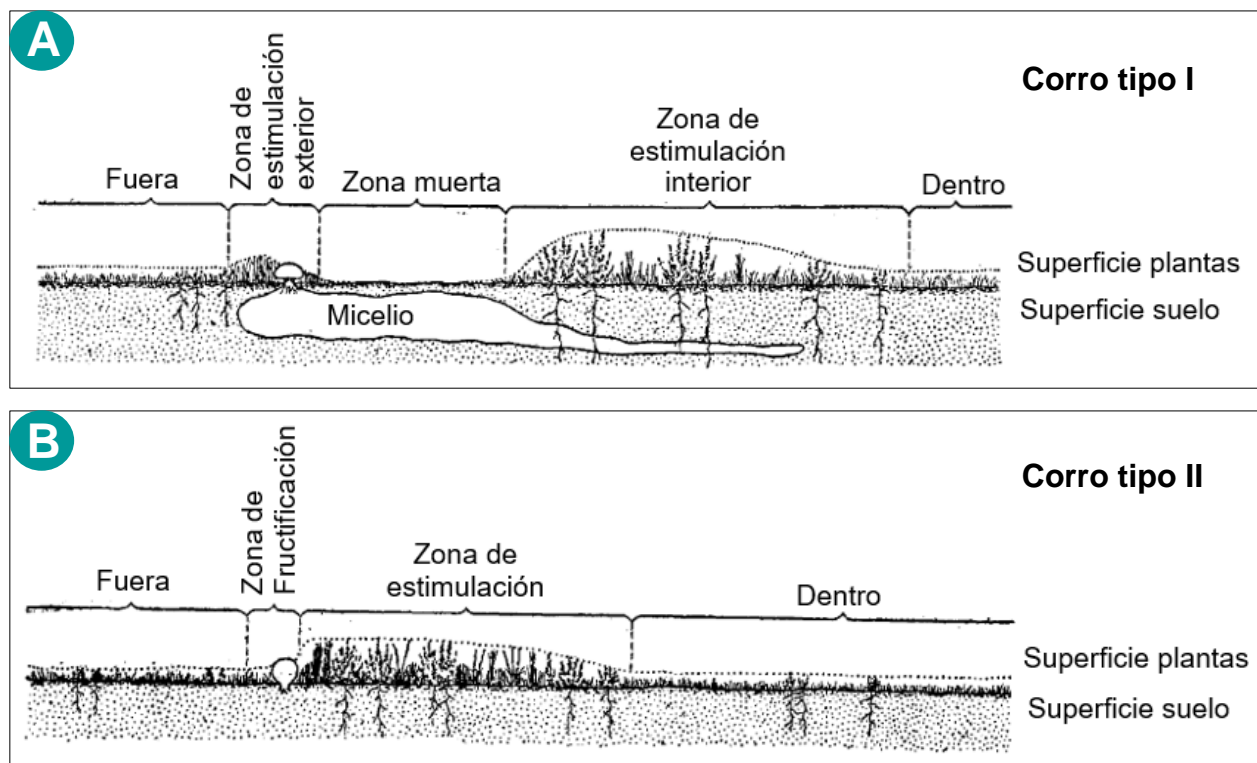


Figura 43. A) Ilustración del corro tipo I generado por *Agaricus tabularis* y la distribución del micelio en el suelo. B) Ilustración del corro tipo II generado por *Calvatia cyathiformis*, la distribución del micelio apenas se puede detectar en el suelo y la zona estimulada se encuentra justo dentro de la zona de los cuerpos fructíferos. Adaptado de Shantz y Piemeisel, (1917).

En la Figura 43 se puede observar cómo el micelio fúngico se va moviendo hacia el exterior conforme crece el corro, si bien en La Bertolina, únicamente se reporta la aparición de corros tipo II (sin presencia de cuerpos fructíferos a simple vista). Dichas representaciones permiten suponer que en las zonas donde se presenta el mayor

crecimiento vegetativo o bien dentro del corro, es donde debería encontrarse la mayor abundancia relativa de estructuras fúngicas asociadas a estos. Lo que justificaría que en las zonas “2013”, “2019” e incluso “Centro”, se presentara mayor cantidad de estructuras, en comparación con la zona exterior.

En el Cuadro 5 se presenta la abundancia relativa de estructuras fúngicas en cada una de las zonas de aparición de los corros analizados. Se puede observar cuáles son las estructuras que más se presentan en cada uno en comparación con los otros corros. Se establecieron las siguientes seis clases: ausentes, escasas, comunes, frecuentes, abundantes y muy abundantes.

Cuadro 5. Abundancia relativa de las estructuras fúngicas en cada una de las zonas de los corros analizados.

Estructuras fúngicas	Corro 1				Corro 2				Corro 3			
	Centro	2013	2019	Fuera	Centro	2013	2019	Fuera	Centro	2013	2019	Fuera
Esporas equinuladas	-	-	-	-	-	-	-	-	-	++	+	-
Esporas anaranjadas	+	++	+++	+	+++	++	++	++	+++++	+++++	++++	++++
Esporas rugosas cafés	+++	+	++	+++	++	+	++++	+++	-	++	+	-
Esporas lisas cafés	-	+	++	-	+++	+++++	-	+++	-	+++	+++	+
Esporas cuadradas cafés	-	-	-	-	-	-	++	-	+++	++	-	-
Esclerocios grandes	++	+	+++	++	++	++++	++++	+	+++	+++	-	++++
Esclerocios pequeños	+	-	++	-	+	+++++	+	++	-	+++	+	++++
Peritecios	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Hifas	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-	-	-

Ausentes: -, Escasas: +, Comunes: ++, Frecuentes: +++, Abundantes: +++++, Muy abundantes: ++++++

Al comparar la abundancia relativa entre corros se observa que existe más variabilidad entre ellos que entre las zonas dentro de los mismos; siendo el corro 3 el de mayor abundancia, seguido del corro 2 y por último el corro 1.

En el corro 1 el mayor contenido de estructuras se presenta en la zona “2019”. En las zonas “Centro” y “2013” se presentan abundancias relativas similares y “Fuera” es donde el contenido es menor. En los corros 2 y 3 la abundancia relativa es mayor en la zona

“2013” (tanto en cantidad como en diversidad), mientras que las zonas “Centro”, “2019” y “Fuera” presentan abundancias relativas similares. (Cuadro 6).

Cuadro 6. Abundancia relativa de las estructuras fúngicas en los corros.

	Corro		
Posición	1	2	3
Centro	++	+++	++++
2013	++	++++	+++++
2019	+++	+++	++++
Fuera	+	+++	++++

Ausentes: -, Escasas: +, Comunes: ++, Frecuentes: +++, Abundantes: +++++, Muy abundantes: ++++++

Aunque los resultados permiten suponer que una mayor presencia de estructuras fúngicas, se relaciona con las zonas de aparición de los corros, al tratarse de abundancias relativas los resultados no tienen validez estadística. Cabe destacar que no todos los hongos tienen relación con la aparición de los corros y aunque sus estructuras se encuentren presentes o en mayor cantidad no significa que generen un efecto directo que estimule el crecimiento vegetativo en las pasturas.

Analizando individualmente las estructuras y tomando en cuenta las características debidas a la clasificación taxonómica propuesta, se presentan unas primeras propuestas de relaciones más claras con respecto a las zonas donde se encuentran dichas estructuras.

Las esporas equinuladas se clasificaron como pertenecientes a hongos del orden *Agaricales*, porque su forma es característica de algunas especies de este orden. Según Marí, (2017) los *Agaricales* son el orden de *Basidiomycetes* que predomina en La Bertolina. Ribes *et al.* (2016) también describieron especies pertenecientes a dicho orden y con el mismo tipo de esporas, en su estudio de biodiversidad fúngica en una parte de la zona Pirenaica.

Según Brandon *et al.* (2007), muchas especies de este orden participan en simbiosis mutualistas con las raíces de las plantas vasculares donde forman ectomicorrizas y la mayoría suelen alimentarse de materia orgánica en descomposición. Se conoce que en

zonas de pasturas y césped se relaciona a hongos de este orden con la generación de corros tipo II, porque, al proliferar y descomponer la paja y la materia orgánica, generan nutrientes que proporcionan una fuente de alimento para la expansión continua de los corros y las pasturas (Butler y Kerns, 2017).

Marí, (2017) indica que los *Agaricales* se encuentran principalmente en las zonas interiores de los corros, lo que sugiere una relación con la presencia de las esporas equinuladas y las zonas de aparición de los corros, pese a que se presenten únicamente en el corro 3, en las zonas “2013” y “2019”.

Las esporas anaranjadas por su forma, agrupación y características, fueron clasificadas como parte del orden *Glomerales* (Peña-Venegas *et al.*, 2006; Redecker, 2008; Debnath, 2015; Muthumari y Hariram, 2017).

Los *Glomerales* son simbioses mutualistas obligados que forman asociaciones de micorrizas arbusculares dentro de las raíces de la gran mayoría de plantas herbáceas y árboles. Sus esporas son multinucleadas, con paredes en capas e hifas no septadas. En este tipo de simbiosis el hongo y la planta se benefician mutuamente, el hongo recibe carbohidratos de la planta, a cambio de funcionar como un sistema radicular extendido, mejorando drásticamente la absorción de nutrientes minerales por las raíces (Redecker, 2008; Reyes-Jaramillo *et al.*, 2019).

Las esporas anaranjadas son las estructuras de mayor abundancia relativa en todas las láminas y se presentan en todos los corros y ubicaciones. La mayor presencia de estas estructuras se da en las zonas internas de los corros. Al tratarse de simbioses obligados, permite suponer que existe una relación entre estas estructuras y el mayor crecimiento vegetativo de la pastura conforme crecen los corros. Nuestros resultados difieren de los reportados por Marí (2017), que muestran que las especies de *Glomeromicetes* corresponden apenas al 0,1 % de las especies presentes en los corros de La Bertolina.

Las esporas rugosas cafés y las esporas cuadradas cafés por su ornamentación (exterior rugoso) y su similitud con las estructuras descritas por Paz *et al.* (2017) y Marín-Félix, (2015) se clasificaron taxonómicamente como parte del orden *Eurotiales*. Son

principalmente saprófitos, con una gran capacidad para formar esporas asexuales en estructuras microscópicas más o menos especializadas (Marín-Félix, 2015).

Las esporas rugosas cafés se encuentran en todas las zonas de los corros, mientras que las esporas cuadradas cafés sólo se presentan en el corro 2 (zona “2019”) y en el corro 3 (zonas “2013” y “Centro”). Por la condición de hongos saprófitos y presentarse sin un patrón atribuible, se estima que estas estructuras no tienen relación directa con el desarrollo de los corros.

Marí, (2017) determinó que las especies de este orden se presentan en todas las zonas muestreadas, pero mayormente en la parte externa de los corros, lo que parece confirmar que la presencia de estos hongos no genera ningún estímulo directo en el crecimiento de la pastura.

Al presentarse tanto en el interior como en el exterior de los corros, sin un patrón de abundancia, no se puede establecer una relación directa ni indirecta, entre estas estructuras y la aparición de los corros o el mayor crecimiento vegetativo de las pasturas.

Las hifas, peritecios y esporas lisas cafés presentan características similares a las descripciones realizadas por Guarro *et al.* (1999), Zhang *et al.* (2009), Watanabe, (2010), y Zhang *et al.* (2012) por lo que fueron clasificadas como *Pleosporales*.

Las especies de este orden se pueden encontrar en varios hábitats y pueden ser endófitas, epífitas, parásitas de hojas o tallos vivos, hiperparásitas de hongos o insectos, liquenícolas, saprófitas de tallos, hojas y cortezas de plantas muertas y coprófilas (Kruys *et al.*, 2006; Zhang *et al.*, 2009; Cepero de García, 2012), por lo que son poco específicas.

Según Caldwell *et al.* (2000) y Khidir *et al.* (2010), la actividad de los endófitos fúngicos permite a las plantas hospederas acceder al nitrógeno y al fósforo en ambientes con reservas orgánicas ricas en nutrientes. Marí, (2017) propone esto como una posible explicación a la mayor abundancia de hongos *Pleosporales* en la pradera, donde los insumos orgánicos de las deposiciones de ganado son frecuentes.

Las hifas se encuentran únicamente en el corro 2, los peritecios en el corro 1, y las esporas lisas cafés se presentan en todas las zonas de los corros; en general los tres tipos de estructuras predominan en el interior de los corros. Marí (2017) reporta que las

especies de este orden también se presentan en todas las ubicaciones de los corros, pero mayormente en la parte exterior. El alto predominio de *Pleosporales* y *Eurotiales*, se asocia principalmente a la fuerte disminución en la abundancia relativa de *Agaricales*.

Porras-Alfaro *et al.* (2011) y Marí (2017) reportan respectivamente que los pastizales áridos y semiáridos, así como los pastizales montanos, son focos de diversidad de *Pleosporales* y que éstos suelen presentarse en mayor proporción que otros órdenes.

Van der Walt *et al.* (2016), en corros de brujas en dunas de arena, también reportan la presencia de especies de los órdenes anteriormente mencionados, mayormente *Pleosporales*, *Agaricales*, *Sordariales* y *Eurotiales*.

Marí (2017) indica que en las zonas donde los *Agaricales* presentan una disminución, los *Pleosporales* y *Helotiales* aumentan. Esto sugiere que el establecimiento de asociaciones entre hongos endófitos y plantas podría estar mediando la absorción de nutrientes del material orgánico, en la zona donde la vegetación es más desarrollada.

Con respecto a los edaforrasgos y otros rasgos encontrados cabe indicar que la presencia de excrementos grandes (dípteros, isópodos, diplópodos, artrópodos, entre otros), si bien en general es escasa y en algunas láminas no se presentan, en los corros 1 y 3 el contenido de estos es ligeramente mayor en las zonas “2013” y “2019”, mientras que en el corro 2 son más comunes en las zona “2013” y “Fuera”.

La Figura 44 contiene imágenes escaneadas de algunas repeticiones de las láminas delgadas del corro 1 en las que se observa que en el horizonte Oe/a de las zonas “2013” y “2019”, hay una mayor abundancia de excrementos grandes, en comparación con la zona central y el exterior.

La mayor presencia de excrementos en las zonas “2013” y “2019”, puede deberse a una relación causa-efecto, ya que al haber más disponibilidad de nutrientes en el suelo, mayor presencia de estructuras fúngicas y presentarse mayor desarrollo vegetativo, en respuesta se presenta mayor actividad biológica (mesofauna).

Por su parte los excrementos de menor tamaño no parecen seguir esta misma tendencia, si bien, su abundancia relativa también parece ser levemente mayor en las zonas de aparición “2013” y “2019”. Esta tendencia no es tan clara como para relacionarla

con la aparición de los corros, porque además se encuentran en todas las zonas de muestreo, distribuidos al azar, tanto en el horizonte Oe/a como en el horizonte A1.

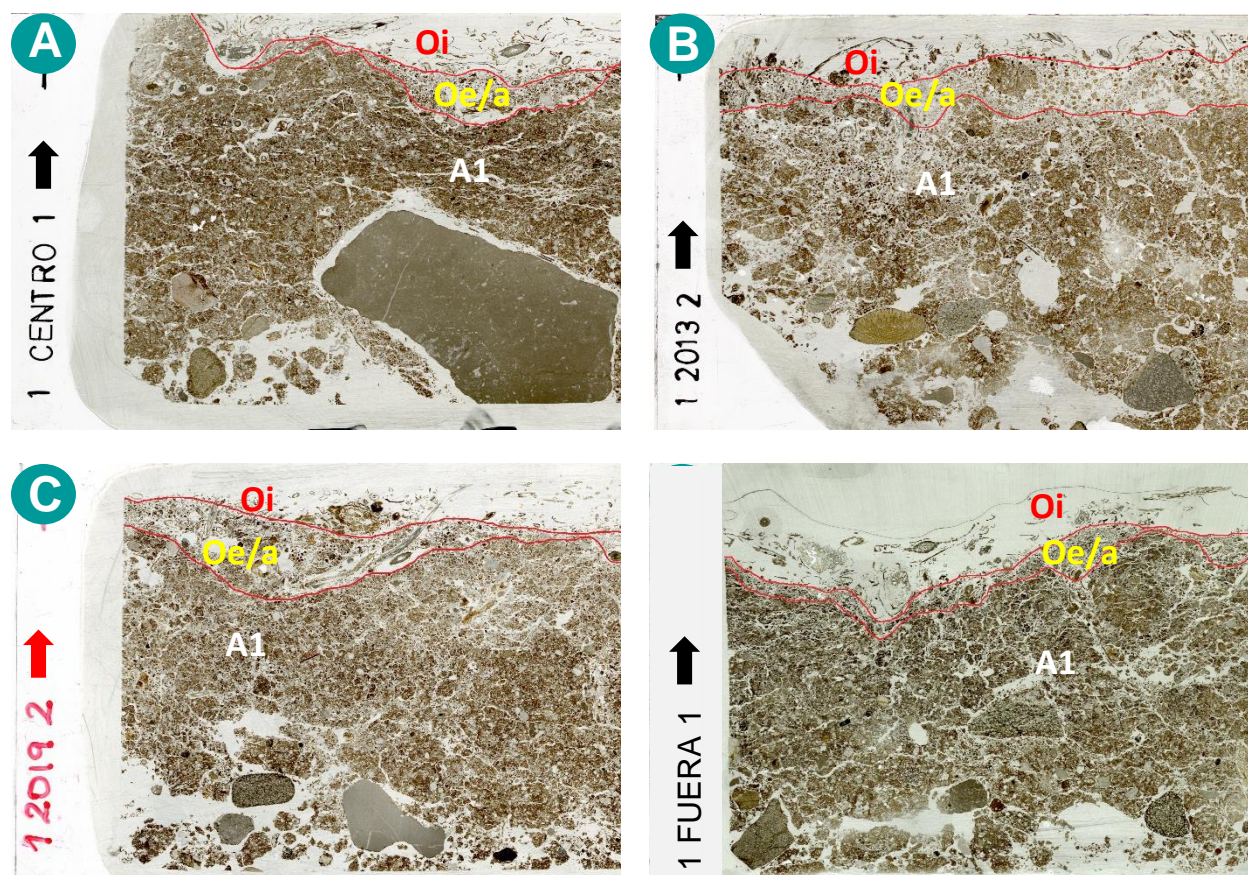


Figura 44. Láminas delgadas escaneadas del corro 1 y delimitación de los horizontes Oi, Oe/a y A1. A: zona “Centro”, repetición 1, PPL. B: zona “2013”, repetición 2, PPL. C: zona “2019”, repetición 2, PPL. D: zona “Fuera”, repetición 1, PPL.

Los excrementos de forma ovoide por su forma, tamaño y composición, se considera corresponden a ácaros, los cuales se caracterizan por alimentarse y desarrollarse sobre restos de tejidos vegetales, por lo cual mayor la presencia de estos excrementos en cualquiera de las zonas no sugiere una relación tan clara como para atribuirla a la aparición de los corros.

Los excrementos de enquitreidos se encuentran en todas las láminas de manera muy abundante, relleno canales y también en los espacios entre agregados del horizonte A1; pero no se observa ningún patrón que indique que su presencia esté relacionada con las zonas de aparición de los corros. Lo mismo sucede con los rellenos.

Un rasgo que sólo se presenta en el corro 1 (todas las zonas) son los bioesferoides, los cuales son producidos por la actividad de las lombrices de tierra. Si bien su relación con los corros no es clara, pueden servir de explicación para la menor presencia de estructuras fúngicas en el corro 1, ya que las lombrices al ingerir el suelo también ingieren otras materias en estado de descomposición, que por lo general incluyen plantas, animales pequeños, y hongos, entre otros.

La presencia y abundancia de otros rasgos como el carbón, así como los nódulos de tipo impregnativo y anórticos de óxidos de hierro, no tienen relación con la aparición de los corros, si no que están relacionados con eventos naturales o el uso de suelo pasado y actual de la zona de estudio.

4. CONCLUSIONES

- Se han reconocido nueve estructuras fúngicas (esporas, esclerocios, peritecios e hifas) que han podido relacionarse con estudios previos de genómica en los corros de La Bertolina.
- La micromorfología de suelos ha sido útil en el estudio de los corros porque ha permitido localizar estructuras fúngicas y otros rasgos debidos a actividad biológica en los primeros centímetros del suelo.
- Ni la composición ni la microestructura de los horizontes superficiales varían según el momento de aparición del corro en los puntos muestreados. Las diferencias a nivel microestructural se asocian al efecto de compactación debida al uso actual de pastoreo de ganado y / o al uso en el pasado de la zona de estudio, por lo que la aparición o no de los corros está más relacionada con características químicas o biológicas que no con propiedades físicas.
- Las esporas equinuladas y las esporas anaranjadas, son las únicas estructuras a las que se les puede atribuir alguna relación directa con las zonas de aparición de los corros de brujas por su funcionalidad simbiótica y abundancia relativamente mayor en las zonas internas de los corros
- Las demás estructuras fúngicas no presentan ninguna funcionalidad o patrón de abundancia relativa, que permita asociarlas directamente al desarrollo de los corros. Se estima que podrían presentar alguna acción indirecta como mediadores en la disponibilidad o absorción de nutrientes del material orgánico en las zonas de mayor crecimiento vegetativo.
- La mayor presencia de excrementos grandes (mesofauna) puede relacionarse indirectamente con las zonas de aparición de los corros, como respuesta a la mayor disponibilidad de nutrientes en el suelo, mayor presencia de estructuras fúngicas y mayor desarrollo vegetativo
- La presencia de excrementos de ácaros y enquitreidos, rellenos, nódulos impregnativos anórticos de óxidos de hierro y otros componentes como carbón y bioesferoides no presentan ninguna relación atribuible con aparición de los corros de brujas.

- La abundancia relativa de los rasgos de actividad biológica, en particular de los órganos de fructificación de los hongos en conjunto, tiende a ser ligeramente mayor en las zonas “2013” y “2019”, con respecto a la zona central y externa de los corros. A pesar de ello, la falta de evidencias claras sugiere que la aparición de los corros debe estar relacionado con otros mecanismos, probablemente químicos, que desencadenan una mayor disponibilidad de nutrientes conforme crece el micelio.

5. RECOMENDACIONES

- Para futuras investigaciones se recomienda realizar la toma de muestras en el momento de aparición de los corros que ya habrá más humedad en el suelo y se pueden haber desarrollado mayor cantidad de estructuras como hifas, entre otras, porque las que se presentaron al realizar el muestreo antes de esa aparición corresponden principalmente a estructuras resistentes y de reserva.

6. BIBLIOGRAFÍA

- Almeida, R.T., Schenck, N.C.** 1990. A revision of the genus *Sclerocystis* (Glomaceae, Glomales). *Mycologia*, 82(6), 703-714.
- Baird, R.E., Khan, S.R.** 1987. Spore ornamentation of North American *Phellodon* species. *Mycologia*, 79(2), 334-337.
- Blenis, P.V., Chow, P.S., Duncan, I., Knowles, N.R.** 2004. Cyanide levels near fairy rings affect the growth of grasses and fungi. *Canadian Journal of Botany*, 82(9), 1324 – 1329.
- Bonanomi, G., Incerti, G., Allegrezza, M.** 2013. Assessing the impact of land abandonment, nitrogen enrichment and fairy-ring fungi on plant diversity of Mediterranean grasslands. *Biodiversity and Conservation*, 22(10): 2285 – 2304.
- Bonanomi, G., Mingo, A., Incerti, G., Mazzoleni, S., Allegrezza, M.** 2012. Fairy rings caused by a killer fungus foster plant diversity in species-rich grassland. *Journal of Vegetation Science*, 23(2): 236 – 248.
- Bosch-Serra, À.D., Yagüe, M. R., Poch, R.M., Molner, M., Junyent, B., Boixadera, J.** (2017). Aggregate strength in calcareous soil fertilized with pig slurries. *European Journal of Soil Science*, 68(4), 449-461.
- Brandon, M., Moncalvo, J. M., Redhead, S.A.** 2007. *Agaricales*. Version 09 May 2007. <http://tolweb.org/Agaricales/20551/2007.05.09> in The Tree of Life Web Project, <http://tolweb.org/>
- Bullock, P., Fedoroff, N., Jongerius, A., Stoops, G., Tursina, T. Babel, U.,** 1985. Handbook for Soil Thin Section Description. Waine Research Publications, Wolverhampton, 152 p.
- Butler, L., Kerns, J.** 2017. Fairy Ring in Turf. *NC State University*. Recuperado de: <https://content.ces.ncsu.edu/fairy-ring-in-turf>
- Buyck, B.** 1991. The study of microscopic features in *Russula* 1. Spores and basidia. *Russulales Newsletter*, 1, 8-26.
- Caesar-TonThat T.C., Espeland, E., Caesar, A.J., Sainju, U.M., Lartey, R.T., Gaskin, J.F.** 2013. Effects of *Agaricus liliceps* fairy rings on soil aggregation and microbial community structure in relation to growth stimulation of western wheatgrass (*Pascopyrum smithii*) in Eastern Montana rangeland. *Microbial Ecology*, 66(1), 120-131.
- Caldwell, B.A., Jumpponen, A., Trappe, J.M.** 2000. Utilization of major detrital substrates by dark-septate, root endophytes. *Mycologia*, 92(2), 230-232.
- Calonge, F.D.** 1975. Ornamentación de las esporas de algunos Gasteromycetes españoles. *Anales del Instituto Botánico Antonio José Cavanilles* 32(2): 103-115

- Castellano, M.A., Guevara, G., García, J., Trappe, J.M.** 2012. *Elaphomyces appalachiensis* y *E. verruculosus* sp. nov. (Ascomycota, Eurotiales, Elaphomycetaceae) del este de Norteamérica. *Revista mexicana de micología*, 35, 17-22.
- Castellano, M.A., Trappe, J.M., Vernes, K.** 2011. Australian species of *Elaphomyces* (Elaphomycetaceae, Eurotiales, Ascomycota). *Australian Systematic Botany*, 24(1), 32-57.
- Cepero de García, M. C.** 2012. *Biología de hongos*. Ediciones Uniandes-Universidad de los Andes.
- Cruz-Gutiérrez, E.J., Gutiérrez-Espinosa, M.A., González-Chávez, M.C., Franco-Ramírez, A., Xoconostle-Cazares, B., Pérez-Molphe, B.E., Robles-González, M.M.** 2015. Identificación de hongos arbusculares en cultivos de limón mexicano (*Citrus aurantifolia*) transgénico. *Agroproductividad*, 8(2).
- Das, P., Kayang, H.** 2010. Arbuscular mycorrhizal fungi and dark septate endophyte colonization in bamboo from Northeast India. *Frontiers of agriculture in China*, 4(3), 375-382.
- Debnath, A., Karmakar, P., Debnath, S., Roy Das, A., Saha, A. K., Das, P.** 2015. Arbuscular mycorrhizal and dark septate endophyte fungal association in some plants of Tripura, North-East India. *Current Research in Environmental & Applied Mycology*, 5(4), 398-407.
- Dowson, C.G., Rayner, A.D.M., Boddy, L.** 1989. Spatial dynamics and interactions of the woodland fairy ring fungus, *Clitocybe nebularis*. *New Phytologist*, 111(4): 699-705.
- Edwards, P.J.** 1984. The growth of fairy rings of *Agaricus arvensis* and their effect upon grassland vegetation and soil. *The Journal of Ecology*, 505 – 513.
- Edwards P.J.** 1988 Effects of the fairy ring fungus *Agaricus arvensis* on nutrient availability in grassland. *New Phytologist*, 110: 377 – 381. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1988.tb00275.x>
- Fidanza, M., Colbaugh, P., Davis, S.** 2000. Fairy Ring Biology and Management in Turfgrass. *TurfGrass Trends*.
- Fisher, R.F.** 1977. Nitrogen and phosphorus mobilization by the fairy ring fungus, *Marasmius oreades* (Bolt.) Fr. *Soil Biology and Biochemistry*, 9 (4): 239 – 241.
- Fox, R.T.V.** 2006. Fungal foes in your garden: fairy ring mushrooms. *Mycologist*, 1(20), 36 – 37.
- Giesecking, J.E. ed.** 1975. *Soil Components: Vol. 1: Organic Components*. Springer-Verlag New York Inc. 534 p.

- Gregory, P.H.** 198). Fairy rings; free and tethered. Bulletin of the British Mycological Society, 16(2), 161 – 163.
- Guarro, J., Gené, J., Stchigel, A.M.** 1999. Developments in fungal taxonomy. Clinical microbiology reviews, 12(3), 454 – 500.
- Instituto Cartográfico y Geológico de Cataluña (ICGC).** 2007. Base de datos geológicos. 1:50000. BG50M_v1r1, 2007. https://betaportal.icgc.cat/visor/client_utfgrid_geo.html. (Acceso febrero 2020).
- Ismail-Meyer, K., Stolt, M.H., Lindbo, D.L.** 2018. Soil organic matter. In Stoops, G., Marcelino, V. & Mees, F., eds. Interpretation of micromorphological features of Soils and regoliths, pp. 471 – 502.
- Juergens, N.** 2013. The biological underpinnings of Namib Desert fairy circles. Science, 339 (6127), 1618 – 1621.
- Kim, M., Yoon, H., You, Y.H., Kim, Y.E., Woo, J.R., Seo, Y., Lee, G.M., Kim, Y.J., Kong, W.S., Kim, J.G.** 2013. Metagenomic analysis of fungal communities inhabiting the fairy ring zone of *Tricholoma matsutake*. Journal of Microbiology and Biotechnology 23: 1347–1356.
- Kooistra, M.J.** 2015. Descripción de los componentes orgánicos del suelo. In Loaiza, J.C., Stoops, G., Poch, R., Casamitjana, M. eds. Manual de micromorfología de suelos y técnicas complementarias. Fondo editorial Pascual Bravo. Medellín, Colombia. 384 p.
- Kruys, Å., Eriksson, O. E., Wedin, M.** 2006. Phylogenetic relationships of coprophilous *Pleosporales* (Dothideomycetes, Ascomycota), and the classification of some bitunicate taxa of unknown position. Mycological research, 110(5), 527-536.
- Loaiza, J.C., Stoops, G., Poch, R.M, Casamitjana, M. eds.** 2015 Manual de micromorfología de suelos y técnicas complementarias. Fondo editorial Pascual Bravo. Medellín, Colombia. 384 p.
- Lobo A., Runge-Mestre, Ch., Luna, E., Burkart, A., Sebastià, T.** (en preparación). Inter-annual dynamics of fairy rings in a Mediterranean montane grassland.
- Macphail, R.I., Courty, M.A., Goldberg, P.** 1990. Soil micromorphology in archaeology. Endeavour, 14(4), 163-171.
- Marí, T.** 2017. Changes in soil biodiversity and activity along management and climatic gradients. Forest and the Environment Management, Universitat de Lleida. (PhD thesis).
- Marín-Félix, Y.** 2015. Soil Ascomycetes from different geographical regions. Universitat Rovira i Virgili. (PhD thesis).

- Muthumari, V., Hariram, N.** 2017. Occurrence of VAM fungi in Kalasalingam University campus. *Journal of Medicinal Plants Studies*. 101. 101-105.
- Nicosia, C., Stoops, G. eds.** 2017. *Archaeological soil and sediment micromorphology*. John Wiley & Sons. 476 p.
- Ninyerola, M., Pons, X. Roure J.M.** 2007. *Atlas Climático Digital de la Península Ibérica. Metodología y aplicaciones en bioclimatología y geobotánica*. ISBN 932860-8-7. Universidad Autónoma de Barcelona, Bellaterra.
- O'Brien, H.E., Parrent, J.L., Jackson, J.A., Moncalvo, J.M., Vilgalys, R.** 2005. Fungal Community Analysis by Large-Scale Sequencing of Environmental Samples. *Applied and Environmental Microbiology* 71: 5544–5550.
- Ogawa, M.** 1985. Ecological characters of ectomycorrhizal fungi and their mycorrhizae. *Jpn Agric Res Q* 18: 305 – 314.
- Paz, A., Bellanger, J. M., Lavoise, C., Molia, A., Ławrynowicz, M., Larsson, E., Ibarguren, I. O., Jeppson, M., Læssøe, T., Sauve, M., Richard, F., & Moreau, P. A.** 2017. The genus *Elaphomyces* (Ascomycota, *Eurotiales*): a ribosomal DNA-based phylogeny and revised systematics of European 'deer truffles'. *Persoonia*, 38, 197–239. <https://doi.org/10.3767/003158517X697309>
- Peña-Venegas C.P., Cardona G.I., Mazorra A., Arguellez J.H., Arcos A.L.** 2006. *Micorrizas arbusculares de la amazonia colombiana. Catálogo Ilustrado*. Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas SINCHI. 90 p.
- Porras-Alfaro, A., Herrera, J., Natvig, D.O., Lipinski, K., Sinsabaugh, R.L.** 2011. Diversity and distribution of soil fungal communities in a semiarid grassland. *Mycologia* 103: 10–21.
- Porta, J.** 2014 *Diccionari Multilingüe de la Ciència del Sòl*. Institut d'Estudis Catalans – Sociedad Española de la Ciencia del Suelo. <https://cit.iec.cat/obresx.asp> (Acceso abril 2020).
- Porta, J., López-Acevedo, M., Rodríguez, R.** 1986. *Técnicas y experimentos en edafología*. Col·legi Oficial d'Enginyers Agrònoms de Catalunya, Barcelona, España.
- Redecker, D.** 2008. Glomeromycota. Arbuscular mycorrhizal fungi and their relative(s). Version 14 January 2008. <http://tolweb.org/Glomeromycota/28715/2008.01.14> in The Tree of Life Web Project, <http://tolweb.org/>. Consultado el 21 de abril de 2020. Disponible en <http://tolweb.org/Glomeromycota>.
- Reyes-Jaramillo, I., Chimal-Sánchez, E., Salmerón-Castro, J.Y., Vázquez-Pérez, N., Varela-Fregoso, L.** 2019. Comunidad de hongos micorrizógenos arbusculares (Glomeromycota) asociada con agaves mezcaleros de Oaxaca y su relación con algunas propiedades edáficas. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 90(1).

- Ribes, M.A., Hernanz, J., Tello, S., Campos, J.C., Paz, I., Sánchez, G., Pancorbo, F., Serrano, F.** 2016. Contribución al conocimiento de la biodiversidad fúngica del Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido I. Pirineos, 171, e021. doi: <http://dx.doi.org/10.3989/Pirineos.2016.171005>.
- Shantz, H.L., Piemeisel, R.L.** 1917. Fungus fairy rings in eastern Colorado and their effect on vegetation. Journal of Agricultural Research, 11(5), 191-246.
- Smith, M.E., Henkel, T.W., Rollins, J.A.** 2015. How many fungi make sclerotia? Fungal Ecology, 13, 211-220.
- Soil Survey Staff.** 2014. Keys to Soil Taxonomy, 12th ed. USDA-Natural Resources Conservation Service, Washington, DC.
- Stoops, G.** 2003. Guidelines for Analysis and Description of Soil and Regolith Thin Sections. Soil Science Society of America Inc., Madison, WI. 184 p.
- Stoops, G.** 2015. Análisis de la contextura de la masa basal mineral y rasgos edáficos del suelo. In Loaiza, J.C., Stoops, G., Poch, R., Casamitjana, M. eds. Manual de micromorfología de suelos y técnicas complementarias. Fondo editorial Pascual Bravo. Medellín, Colombia. 384 p.
- Stoops, G., Marcelino, V., Mees, F. Eds.** 2018. Interpretation of micromorphological features of soils and regoliths. Elsevier. Amsterdam. 982 p.
- Terashima, Y., Fukiharu, T., Fujie, A.** 2004. Morphology and comparative ecology of the fairy ring fungi, *Vascellum curtisii* and *Bovista dermoxantha*, on turf of bentgrass, bluegrass, and Zoysiagrass. Mycoscience, 5(4), 251-260.
- Van der Walt, A.J., Johnson, R.M., Cowan, D.A., Seely, M., Ramond, J.B.** (2016). Unique microbial phylotypes in Namib Desert dune and gravel plain Fairy Circle soils. Applied and Environmental Microbiology, 82(15), 4592-4601.
- Van Mourik, J.M.** 1999. The use of micromorphology in soil pollen analysis: the interpretation of the pollen content of slope deposits in Galicia, Spain. Catena, 35(2-4), 239-257.
- Vanneste, K., Mees, F., Verbeeck, K.** 2008. Thin-section analysis as a tool to aid identification of palaeoearthquakes on the “slow”, active Geleen Fault, Roer Valley Graben. Tectonophysics, 453(1-4), 94-109.
- Virto, I., Fernández-Ugalde, O., Barré, P., Imaz, M.J., Enrique, A., Bescansa, P., Poch, R.M.** 2013. Micromorphological analysis on the influence of the soil mineral composition on short-term aggregation in semi-arid Mediterranean soils. Spanish Journal of Soil Science, 3(2), 116-129.
- Vizzini, A., Contu, M., Kalamees, K., Ercole, E., Musumeci, E., Moreno, G., Manjón, J.L. Alvarado, P.** 2011. On the variability of spore ornamentation in *Laccaria tortilis* (Basidiomycota, Agaricales). Mycotaxon, 116(1), 217-225.

- Watanabe, T.** 2010. Pictorial atlas of soil and seed fungi: morphologies of cultured fungi and key to species. 3^{ra} edición. CRC press. Boca Ratón, Florida, US. 397 p.
- Watt, A. S.** 1947. Pattern and process in the plant community. *Journal of Ecology*, 35(1/2), 1 – 22.
- WRB.** 2015. Base referencial mundial del recurso suelo 2014, Actualización 2015. Sistema internacional de clasificación de suelos para la nomenclatura de suelos y la creación de leyendas de mapas de suelos. Informes sobre recursos mundiales de suelos. Roma, Italia FAO.
- Xu, X.L., Ouyang, H., Cao, G.M., Richter, A., Wanek, W., Kuzyakov, Y.** 2011. Dominant plant species shift their nitrogen uptake patterns in response to nutrient enrichment caused by a fungal fairy in an alpine meadow, *Plant Soil*, 341: 495 – 504.
- Yang, C., Li, J., Liu, N., Zhang, Y.J.** 2019. Effects of fairy ring fungi on plants and soil in the alpine and temperate grasslands of China. *Plant Soil*, 441: 499 – 510.
- Yang, C., Li, J.J., Zhang, F.G., Liu, N., Zhang, Y.J.** 2018a. The optimal Redfield N: P ratio caused by fairy ring fungi stimulates plant productivity in the temperate steppe of China. *Fungal Ecology*, 34: 91 – 98.
- Yang, C., Zhang, F.G., Liu, N., Hu, J., Zhang, Y.J.** 2018b. Changes in soil bacterial communities in response to the fairy ring fungus *Agaricus gennadii* in the temperate steppes of China. *Pedobiologia*, 69: 34 – 40.
- Yang, C., Zhang, Y., Rong, Y., Bei, Y., Wei, Y., Liu, N.** 2018c. Temporal variation of Q10 values in response to changes in soil physiochemical properties caused by fairy rings. *European Journal of Soil Biology*, 86, 42 – 48.
- Zaiets, O., Poch, R.M.** 2016. Micromorphology of organic matter and humus in Mediterranean mountain soils. *Geoderma*, 272, 83 – 92.
- Zaiets, O., Poch, R.M.** 2018. Use of micromorphology for humus characterization and classification in some mediterranean calcareous soils. *Applied soil ecology*, 123, 672 – 681.
- Zanella, A., Jabiol, B., Ponge, J.F., Sartori, G., De Waal, R., Van Delft, B., Graefe, U., Cools, N., Katzensteiner, K., Hager, H., Englisch, M.,** 2011. A European morphofunctional classification of humus forms. *Geoderma* 164, 138–145. <http://dx.doi.org/10.1016/j.geoderma.2011.05.016>.
- Zhang, Y., Crous, P.W., Schoch, C.L., Hyde, K.D.** 2012. *Pleosporales*. *Fungal Diversity* 53, 1 – 221. <https://doi.org/10.1007/s13225-011-0117-x>
- Zhang, Y., Schoch, C.L., Fournier, J., Crous, P.W., de Gruyter, J., Woudenberg, J.H.C., Hirayama, K., Tanaka, K., Pointing, S.B., Spatafora, J.W., Hyde, K.D.** 2009. Multi-locus phylogeny of *Pleosporales*: A taxonomic, ecological and evolutionary re-evaluation. *Studies in Mycology* 64: 85–102.

7. ANEXOS